ÉLÉMENTS

DE

PALÉONTOLOGIE

A LA MÊME LIBRAIRIE

COURS ÉLÉMENTAIRE D'HISTOIRE NATURELLE :

Paléontologie, par Félix Bernard, 1895, 1 vol. in-8, 1,100 pages, avec 606 figures cart. .... 25 fr.

Géologie, par Ch. Contejean. 1 vol. in-8, 859 pages avec 467 figures cart. .... 16 fr.

Botanique, par P. Duchartre, 1885, 1 vol. in-8 de VIII-1272 pages, avec 571 figures cart .. .. 20 fr.

Zoologie, par H. Sicard, 1 vol. in-8, de XVI-822 pages avec 858 fig. 20 fr.

Anatomie comparée, par Rémy Perrier. 1 vol. in-8 de 1,000 p., avec 600 fig. et 5 pl. en couleur, cart. .... 22 fr.

LES ANCÊTRES DE NOS ANIMAUX DANS LES TEMPS GÉOLOGIQUES, par Albert Gaudry, membre de l'Institut, professeur de Paléontologie au Muséum d'Histoire naturelle. 1 vol. in-16, avec 49 figures (*Bibl. scientifique contemporaine*). 3 50

TRAITÉ DE PALÉONTOLOGIE, ou Histoire naturelle des animaux fossiles, considérés dans leurs rapports zoologiques et géologiques, par F.-J. Pictet, professeur à l'Académie de Genève. 2e *édition*, 4 volumes in-8, avec 1 atlas de 110 planches gr. in-4, cart. .... 80 fr.

TRAITÉ DE PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE, ou la Flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel, par W.-P. Schimper, professeur de géologie à la Faculté des sciences et directeur du Musée d'histoire naturelle de Strasbourg. 3 vol. gr. in 8, avec 1 atlas de 110 pl. in-folio. .... 150 fr.

LA TERRE ET LES MERS, par Fernand Priem, agrégé des Sciences naturelles. 1893, 1 vol. gr. in-8 colombier de 800 pages à 2 colonnes, avec 500 fig. (*Merveilles de la nature* de BREHM) .... 12 fr.

LA TERRE AVANT L'APPARITION DE L'HOMME, périodes géologiques, faunes et flore fossiles, géologie régionale de la France, par Fernand Priem. Un volume gr. in-8 colombier de 716 pages à 2 colonnes, illustré de 856 fig. (*Merveilles de la nature* de BREHM) .... 12 fr.

L'ÉVOLUTION DES FORMES ANIMALES, avant l'apparition de l'homme, par Fernand Priem. 1891, 1 vol. in-16, 380 p., 175 fig. (*Bibliothèque scientifique contemporaine*) .... 3 fr. 50

LES PLANTES FOSSILES, par B. Renault, aide-naturaliste au Muséum d'histoire naturelle de Paris. 1888, 1 vol. in-16 de 350 pages, avec 50 figures (*Bibliothèque scientifique contemporaine* .... 3 fr. 50

904-94. — CORBEIL. Imprimerie ED. CRÉTÉ.

ELÉMENTS

DE

PALÉONTOLOGIE

PAR

FÉLIX BERNARD

ASSISTANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DOCTEUR ÈS SCIENCES
AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

Avec 606 figures intercalées dans le texte.



PARIS

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

19, Rue Hautefeuille, près du boulevard Saint-Germain

1895

PRÉFACE

Ces *Éléments de Paléontologie* ont été écrits en vue de combler une lacune dans la collection des ouvrages didactiques français. Un traité élémentaire de ce genre était réclamé par les élèves des Facultés des sciences, les candidats à la Licence et à l'Agrégation des sciences naturelles, à qui ce livre s'adresse plus particulièrement. Peut-être sera-t-il aussi de quelque utilité pour les personnes qui s'attachent à l'étude particulière et à la recherche des fossiles, et qui se préoccupent de connaître les données morphologiques et systématiques qui résultent des travaux récents.

Quelques excellents ouvrages ont été, il est vrai, écrits récemment à l'étranger.

Le plus remarquable d'entre eux, le Traité de Zittel, œuvre magistrale dont une traduction française est en cours de publication, ne saurait être considéré comme un livre élémentaire et ne s'adresse guère aux débutants.

Le manuel de Steinmann et Doderlein et celui de Nicholson et Lydekker, beaucoup moins développés mais non traduits en français, sont écrits à un point de vue fort différent de celui auquel j'ai cru devoir me placer.

Je me hâte de dire que ces trois ouvrages classiques m'ont rendu les plus grands services, surtout le premier, dont chaque partie présente un tableau complet des connaissances acquises à l'époque où elle a été écrite.

L'ouvrage que nous présentons ici diffère par plusieurs points de ceux qui l'ont précédé. Tout d'abord les grands

travaux publiés dans ces dernières années ont apporté des changements sensibles dans la morphologie et la systématique de divers groupes : on pourra s'en convaincre par les différences notables qui existent entre les classifications auxquelles je me suis arrêté, et celles admises dans les ouvrages en question, surtout pour les Invertébrés. J'ai cherché en effet à tenir compte des mémoires importants publiés dans les principaux recueils scientifiques, en France et à l'étranger : j'ai de plus jugé indispensable de revoir un grand nombre de mémoires antérieurs à la publication du Traité de Zittel.

Un traité de Paléontologie peut être écrit à plusieurs points de vue ; j'ai cru qu'il était intéressant d'insister plus que l'on ne l'avait fait jusqu'ici sur les rapports de la Paléontologie avec les sciences biologiques, et par suite, pour ne pas donner à cet ouvrage un développement excessif, je me suis abstenu de citer et de décrire pour chaque genre plusieurs espèces, lorsque celles-ci, tout en ayant une importance pour la classification des terrains, ne présentent pas un intérêt morphologique spécial. Au contraire, des formes qui pourront être rares comme *Archæopteryx* ou exotiques comme *Triceratops* et ne pas avoir la valeur de fossiles caractéristiques, sont décrits avec détail si elles sont très différentes des formes actuelles ou bien si elles occupent dans le systématique une place importante. Dans chaque cas je me suis efforcé de mettre en lumière tout ce qui était connu sur la morphologie, la structure intime et le développement embryologique des formes fossiles, et de les comparer entre elles et avec les formes vivantes. Considérée à ce point de vue, la Paléontologie peut être définie l'Anatomie comparée rétrospective, et les « *Éléments de Paléon-* « *tologie* » complètent les « *Éléments d'Anatomie comparée* » de Rémy Perrier, ouvrage que je suppose constamment connu du lecteur.

La même préoccupation m'a guidé dans le choix des classifications adoptées. Nettement transformiste, je suis con-

vaincu que la classification idéale pour chaque groupe se confond avec l'arbre généalogique; or, les méthodes que l'on peut utiliser pour les recherches si difficiles de la phylogénie des êtres ne sont pas toutes tirées des données paléontologiques : l'embryogénie et l'anatomie comparée y ont une part importante. Les Paléontologistes ne doivent donc pas plus négliger les résultats acquis par les Biologistes, que ceux-ci ne doivent faire table rase des documents fournis par l'étude des fossiles. La conciliation n'est pas toujours facile : on pourra s'en convaincre par l'examen du chapitre des Mollusques; mais elle peut tout au moins être tentée actuellement avec les matériaux considérables que l'on possède.

MM. J.-B. Baillière et fils ont bien voulu me laisser toute latitude pour le choix des figures, qui ont été renouvelées presque entièrement. Elles proviennent de plusieurs sources : quelques-unes ont été dessinées directement d'après des échantillons des collections du Muséum; un plus grand nombre sont des reproductions tirées des mémoires originaux ; elles sont dues à MM. Paul Méry et Charles Richard, que je remercie de leur zèle et de leur activité consciencieuse. M. Gaudry, de son côté, a bien voulu me prêter un certain nombre de clichés tirés des « *Enchaînements du Règne animal* » ; je le prie d'agréer l'expression de ma reconnaissance. Enfin un grand nombre de figures sont empruntées à des ouvrages étrangers « *Erdgeschichte* », de Neumayr et « *Elemente der Palæontologie* » de Steinmann et Döderlein. Dans tous les cas, j'ai pensé qu'il était intéressant d'indiquer seulement le nom de l'auteur *original* de la figure.

Pour ce qui concerne les indications bibliographiques, pour ne pas surcharger les notes outre mesure, je me suis contenté, en général, de mentionner seulement les mémoires parus depuis la publication du traité de Zittel, pensant que toute personne désireuse de faire des recherches approfondies et pouvant se procurer les ouvrages originaux,

aurait naturellement à sa disposition le traité en question.

J'ai cherché à connaître par moi-même tout au moins les plus importants des fossiles que je devais mentionner. L'examen des riches collections de Zoologie et de Paléontologie du Muséum de Paris, et des visites à quelques uns des musées les plus célèbres de l'étranger (Munich, Stuttgart, Strasbourg, Vienne, Bâle, Londres, etc.), ont servi à compléter, dans une certaine mesure, les notions acquises par la lecture des mémoires.

Je n'aurais pas entrepris ce travail si je n'avais été certain de trouver un appui bienveillant de la part des Paléontologistes les plus compétents, et cet appui ne m'a pas fait défaut.

Je suis heureux d'exprimer tout d'abord ma gratitude à M. Munier-Chalmas, professeur à la Sorbonne, qui fut en Paléontologie mon premier maître, et qui depuis ne m'a pas ménagé ses excellents conseils. Le lecteur trouvera en plusieurs chapitres, l'exposé de recherches inédites dont M. Munier-Chalmas a bien voulu me donner la primeur, et qui ont une importance capitale.

De leur côté, MM. Boule, Filhol, Haug, D.-P. Œhlert, Renault, le professeur Steinmann de Fribourg, et le Dr Fischer dont la science déplore la perte récente, m'ont donné, à divers reprises et avec la plus grande bienveillance, de précieux renseignements sur leurs travaux. Je les en remercie bien sincèrement, ainsi que mon ami Rémy Perrier, qui a bien voulu se charger de rédiger le chapitre des Mammifères, l'un des plus importants et des plus difficiles, avec un soin que le lecteur pourra apprécier.

Félix BERNARD.

1er juillet 1894.

ÉLÉMENTS
DE PALÉONTOLOGIE

PREMIÈRE PARTIE
GÉNÉRALITÉS

CHAPITRE PREMIER

OBJET DE LA PALÉONTOLOGIE. — ESQUISSE HISTORIQUE

§ 1. Relations de la Paléontologie avec les autres sciences.

Définition. — La Paléontologie est l'étude des animaux et des végétaux qui ont vécu sur la terre aux époques antérieures à l'époque actuelle. Ces êtres nous sont connus par des restes enfouis dans les couches de l'écorce terrestre, que l'on appelle des *fossiles*. En tant que science indépendante, la Paléontologie ne date que du commencement de ce siècle; on peut dire qu'elle a été créée de toutes pièces par Cuvier: avant ce grand naturaliste, les fossiles avaient fréquemment attiré l'attention des savants, mais ils n'avaient guère été l'objet d'études approfondies. Le champ immense ouvert aux investigations dans le maine de la nature vivante était encore peu exploré, et offrait des matériaux autrement faciles à découvrir et à étudier. Le om de la science qui nous occupe date de la même époque et é proposé par de Blainville. Depuis cette époque, la Paléon- progressé avec une rapidité sans cesse croissante. uis quelques années les découvertes qui se succèdent dans us les pays du monde viennent incessamment augmenter et préciser nos connaissances. Toutes les nations, même les plus

récemment arrivées à la vie civilisée, possèdent des savants qui tiennent à honneur de nous faire connaître les restes précieux de la faune et de la flore fossiles que renferme leur patrie. Les Montagnes Rocheuses, les Pampas de l'Amérique du sud, l'Australie, l'Inde Anglaise et la Sibérie sont maintenant des terres classiques de la Paléontologie, et ont fourni, au même titre que les plus célèbres gisements de France, d'Allemagne, d'Angleterre et d'Italie, les matériaux d'études les plus intéressants.

La Paléontologie, nouvelle venue dans le groupe des sciences naturelles, compte aujourd'hui des adeptes illustres, mais elle a dû longtemps suivre pas à pas les progrès de deux sciences auxquelles elle est intimement liée, l'Anatomie comparée et la Géologie. C'est grâce aux efforts des Zoologistes, des Botanistes et des Géologues qu'elle a pu se constituer à une époque où il ne pouvait être encore question de paléontologistes spécialisés. L'intérêt de cette science est double en effet ; l'histoire des êtres qui ont vécu autrefois se rattache étroitement à la connaissance de ceux qui vivent actuellement, et d'autre part, elle est en relation intime avec la succession des phénomènes qui ont modifié aux diverses époques géologiques la configuration des terres et des mers.

La Paléontologie et la Biologie. — Comme branche de la *Biologie*, la Paléontologie nécessite pour divers motifs une comparaison incessante entre les êtres fossiles et les êtres vivants. Les premiers ne peuvent jamais être connus avec la précision que peut atteindre l'analyse anatomique et histologique des formes vivantes. Sauf de rares exceptions, les parties dures sont seules conservées par la fossilisation, et, même lorsque les parties molles ont laissé quelques empreintes, les renseignements qu'on peut en tirer n'approchent évidemment pas de ceux que donne l'observation d'un animal ou d'une plante vivants ou conservés dans l'alcool. Pour deviner l'organisation des êtres éteints, le paléontologiste doit avoir recours perpétuellement à la méthode inductive. En comparant attentivement les matériaux qui sont entre ses mains aux parties similaires chez les êtres vivants, il arrive souvent à conclure du connu à l'inconnu et à reconstituer l'être entier avec ses caractères essentiels. C'est ainsi qu'un Paléontologiste même peu exercé pourra, à l'inspection d'une coquille, décider si l'animal qui l'habitait était, par exemple, Pulmoné ou Prosobranche, terrestre ou aquatique ; une simple dent lui suffira pour déclarer à quel groupe de mammifères appartenait l'animal ; une coupe dans un débris végétal lui permettra de déterminer si la plante était une Cryptogame, une Gymnosperme ou une Angiosperme, et il pourra présenter, sans les

avoir vus, les caractères de l'appareil reproducteur. Le Paléontologiste devra donc être, avant tout, Zoologiste ou Botaniste; il saura discerner les caractères en apparence les plus fugitifs qui souvent ont une importance capitale, car ils pourront lui permettre de rapporter l'objet de son étude à tel ou tel groupe de formes actuelles et bien connues.

L'intérêt de la Paléontologie serait médiocre si cette science n'avait permis de découvrir que des formes identiques à celles qui existent actuellement, ou du moins très analogues. Mais tout au contraire elle a fait connaître une foule d'êtres qui ont aujourd'hui complètement disparu. Ces types éteints, à vrai dire, ne sont pas fondamentalement différents de ceux qui ont persisté, et l'on ne connaît, par exemple, aucun embranchement, et à peine quelques classes, qui soient représentées exclusivement par des fossiles. Mais des ordres entiers ne sont pas représentés dans la nature actuelle, et l'on peut dire que, si la nature animée n'a pas subi de bouleversement absolu, elle a du moins été l'objet de modifications profondes. C'est là précisément le point le plus important mis en lumière par l'étude des fossiles. On sait quelle importance a prise de nos jours dans l'ensemble des sciences naturelles la théorie de l'Évolution. Quelques rares savants, que l'on doit à la vérité compter parmi les plus illustres, admettent encore que les formes vivantes sont immuables et ne peuvent dans aucun cas se modifier et donner naissance les uns aux autres. Mais les naturalistes, en immense majorité, se sont ralliés aux idées transformistes. S'il est vrai que les formes animales ou végétales dérivent les unes des autres, s'il y a entre les espèces, les genres et les grands groupes de véritables liens de parenté, la Paléontologie doit nous donner les meilleures preuves à l'appui de cette filiation. Les preuves tirées de la nature vivante laissent subsister encore bien des incertitudes; des lacunes innombrables existent entre les formes animales et végétales qui sont loin de se grouper en séries rigoureusement continues. Peut-on espérer trouver dans la Paléontologie des arguments nouveaux en faveur de la doctrine transformiste? Existe-t-il parmi les fossiles des termes de passage qui facilitent l'établissement des arbres généalogiques? Retrouve-t-on enfin dans les types anciens les ancêtres de ces formes dont l'origine est encore problématique? Tels sont actuellement les importants problèmes qui préoccupent tous les naturalistes, sans exception, qui s'adonnent aux études paléontologiques.

Malgré l'immense accroissement des matériaux découverts dans l'univers entier depuis un demi-siècle, on est très loin de

pouvoir dire encore que les êtres éteints soient connus dans leur ensemble ; il serait donc illusoire de penser que toutes les questions posées au sujet de l'origine des êtres ont reçu dès maintenant une solution satisfaisante. On peut même observer que de nouveaux problèmes ont été posés par la découverte d'êtres complètement éteints, et dont la nature ou l'origine restent douteuses. Mais malgré ces difficultés, à côté des lacunes qu'elle laisse subsister, la Paléontologie a mis en lumière des solutions presque inattendues pour les problemes déjà pendants, et l'on peut affirmer, sans craindre d'être contredit par aucun des savants qui s'occupent de cette science, qu'elle apporte chaque jour un éclatant témoignage à l'appui de la théorie de l'évolution.

La Paléontologie et la Géologie. — Les relations de la Paléontologie avec la *Géologie* sont d'un autre ordre, mais ne sont pas moins étroites. La connaissance des phénomènes qui ont modifié la surface de la terre, la détermination de l'âge relatif des couches qui composent l'écorce terrestre, impliquent évidemment une étude simultanée des êtres qui ont habité les continents et les mers, de tous les fossiles que l'on rencontre dans les différents dépôts. Le principe sur lequel ont été établies d'une manière presque exclusive les études stratigraphiques jusqu'à ces dernieres années, consiste en ce que les couches de même âge renferment d'une maniere générale les mêmes fossiles, ce qui revient à dire que les mêmes formes ont habité simultanément les diverses mers pendant les mêmes périodes. Comme il n'existe pas de région où la succession des assises se présente sans aucune lacune, on doit, pour établir l'âge d'une formation récemment découverte, comparer à chaque instant la faune et la flore d'une assise quelconque avec celles des assises correspondantes dans les autres régions. Les formations contenant les mêmes fossiles sont considérées comme datant de la même époque et porteront les mêmes noms, et ce principe de l'identité de faune à une même époque a été considéré longtemps comme absolu. Nous verrons plus loin que des restrictions doivent y être apportées ; mais elles ont pour effet, non de diminuer l'importance suggestive de la Paléontologie, mais de l'augmenter et de la préciser encore Les variations de faunes, à mesure qu'elles sont mieux connues, sont rattachées étroitement aux variations des conditions de milieu ; des groupements de formes que l'on rencontre dans des couches déterminées, on peut conclure tout d'abord aux conditions dans lesquelles se sont faits les dépôts ; on sait distinguer une faune de grands fonds, de mer peu profonde, de littoral, d'estuaire, de récifs coralliens. On a des ren-

seignements sur les conditions climatériques, et l'on peut même tracer pour certaines époques des cartes indiquant les aires d'égale température. On voit donc quels services la Paléontologie a rendus et rend encore à la Géologie, et si cette dernière science possède à l'époque actuelle d'autres moyens d'investigation, si elle étudie des phénomènes d'ordre purement physique comme les dislocations et la formation des roches, elle n'a pas cessé cependant de profiter des progrès incessants qu'a faits la connaissance des fossiles.

Inversement la Paléontologie ne peut exister sans la Stratigraphie et s'appuie constamment sur les données de cette science. Lorsqu'on se préoccupe de l'enchaînement des êtres, on doit savoir aussi exactement que possible à quelle époque ils ont vécu. Il n'y a pas là de cercle vicieux, car l'âge relatif des couches est déterminé avant tout par leur ordre de superposition stratigraphique; le Géologue décrit dans l'ordre où elles se présentent sur une même verticale, les assises avec la faune qu'elles renferment.

La Paléontologie sert donc pour ainsi dire de trait d'union entre la Biologie et la Géologie, entre l'étude des êtres vivants et celle de la nature inanimée. Ses limites à l'égard de ces deux sciences sont des plus difficiles à tracer. Mais si l'objet même des recherches paléontologiques semble faire envisager cette science plutôt comme une branche de la Biologie, diverses circonstances ont eu pour résultat de faire admettre par la généralité des naturalistes une opinion contraire. Les Géologues peuvent à bon droit revendiquer la plupart des découvertes qui ont été faites en paléontologie jusqu'à ces dernières années.

Ce fait s'explique de lui-même : c'est pour étudier les assises géologiques et pour connaître les caractères stratigraphiques d'une région que les naturalistes ont entrepris les recherches souvent longues et pénibles qui ont amené la découverte des fossiles. Ce sont les Géologues qui, après avoir dégagé de la roche, souvent au prix de grands efforts, les fossiles qu'ils ont su découvrir, doivent encore les préparer pour qu'aucun des caractères qui ont pu être conservés n'échappe à leurs investigations. Même de nos jours ce sont eux qui font en Paléontologie les découvertes les plus nombreuses; mais bien des symptômes indiquent, en France comme à l'étranger, que l'époque est venue où les études paléontologiques pures peuvent occuper l'activité de savants qui s'y adonnent exclusivement.

§ 2. — Histoire de la Paléontologie.

Division du sujet. — L'histoire de la Paléontologie a été plusieurs fois retracée par des savants éminents : Brocchi (1), d'Archiac (2), Lyell (3) ont raconté par suite de quels lents efforts cette science s'est constituée. Jusqu'à la fin du siècle dernier, ses progrès sont indécis ; l'étude approfondie des fossiles est négligée, et les essais se perdent souvent en discussions purement théoriques. Cuvier inaugure brillamment une période nouvelle et doit être considéré comme le véritable fondateur de la Paléontologie en même temps que de l'Anatomie comparée. Un demi-siècle après, l'acceptation des idées Darwiniennes par la grande majorité du monde savant imprime aux études paléontologiques une direction nouvelle ; le but à atteindre est mieux défini, les investigations sont mieux approfondies, et les adeptes de la science longtemps dédaignée deviennent de plus en plus nombreux.

On peut donc diviser l'Histoire de la Paléontologie en trois périodes de durée et d'importance inégales. Nous serons très brefs sur tout ce qui concerne les premiers tâtonements avant l'époque de Cuvier.

Première période. — Il faut remonter jusqu'à Hérodote pour trouver une première mention des fossiles ; il est curieux de constater l'exactitude de l'opinion formulée par l'ingénieux historien : les prêtres égyptiens, affirme-t-il, connaissaient les coquilles fossiles, leur attribuaient une origine marine et concluaient que l'Égypte avait été anciennement sous les eaux. On a mis des siècles à revenir à cette notion qui nous paraît aujourd'hui si évidente. On a voulu de même retrouver chez Anaximandre la première lueur des idées transformistes. Cuvier cite, d'après Eusèbe, un passage curieux à cet égard :

« L'homme doit descendre de créatures d'une forme particulière, car, tandis que les autres animaux se procurent facilement leur nourriture, l'homme seul est longtemps à se suffire à lui-même et exige une longue éducation ; tout être qui lui eût ressemblé dans l'origine n'eût pu se conserver. » Et Cuvier profite de l'occasion pour ridiculiser les savants modernes qui, comme Lamarck et Geoffroy Saint-Hilaire, tentent de faire revivre les rêveries d'un poète grec.

Aristote, Xénophon, Strabon connaissaient les fossiles et avaient exactement pressenti leur origine.

Le moyen âge et l'époque moderne, jusqu'à la fin du dix-huitième siècle, sont remplis, principalement en Italie et en Angleterre, par d'interminables discussions sur la nature des fossiles. L'opinion courante était que ces débris ne pouvaient rien avoir de commun avec les animaux et les plantes qui vivent de nos jours ; les savants les plus hardis avancèrent toutefois que les coquilles avaient véritablement été habitées par des êtres vivants, et qu'elles avaient été laissées sur la montagne par le déluge de Noé. La grande préoccupation des philosophes était de faire concorder leurs théories avec les Saintes Écritures. De temps en temps l'on voit reparaître les explications les plus singulières. Quelques-uns imaginaient une sorte de fermentation d'une matière grasse et la grande majorité voyaient simplement dans les fossiles des jeux de la nature, ou des essais plus ou moins réussis de création d'animaux nouveaux, d'autres des mouvements tumultueux et des exhalaisons terrestres, d'autres enfin faisaient intervenir une vertu plastique.

Quelques savants qui se sont illustrés dans d'autres branches ont eu le mérite d'établir, péniblement il est vrai, et à travers de bizarres contradictions, l'explication rationnelle des faits qui nous paraissent aujourd'hui si

(1) Brocchi, *Conch. Foss. Subap.* Disc. sui progressi dello studio.... 1842.
(2) D'Archiac, *Histoire des progrès de la Géologie de* 1834 *à* 1835 (1842). — *Cours de Paléont. stratigr.* 1re *partie* (1862-1864).
(3) Lyell, *Principes de géologie*. Ch. I-IV.

simples. Citons, à titre de curiosité, une phrase de Léonard de Vinci. « On prétend que les coquilles ont été formées sur les collines par l'influence des étoiles, mais je demande où sont aujourd'hui les étoiles qui forment sur les collines des coquilles d'âge et d'aspect différents? — Comment enfin expliquer par une telle cause la pétrification sur ces mêmes collines des feuilles, des plantes et des crabes marins? »

Frascataro (1517) est le premier qui ait affirmé que les fossiles ont réellement vécu. Cardan, Césalpin, Bernard Palissy (1580), admettent que la mer a dû couvrir autrefois les montagnes. Colonna eut le mérite de distinguer les coquilles marines et terrestres. Sténon, célèbre anatomiste danois qui travaillait à Florence, montre l'identité des dents de requins vivants et fossiles et découvre la faune fluviatile (1669). Tous ces savants sont partisans convaincus de la théorie diluvienne. Leurs tendances s'expliquent clairement, comme le fait ingénieusement remarquer Lyell, par la nature des fossiles qui enrichissaient les musées italiens : ce sont en général des formes du Tertiaire supérieur qui ont une grande analogie avec celles qui vivent actuellement sur les côtes de ce pays. Au contraire l'opinion en Angleterre avait pris une direction toute différente ; les fossiles anglais appartiennent en général à des terrains beaucoup plus anciens, et ne représentaient pour les auteurs de cette époque rien qui fût actuellement vivant. C'est ainsi que Hooke (1668), par exemple, est l'un des défenseurs de l'extinction des formes fossiles.

Au début du dix-huitième siècle, la Paléontologie entre dans une nouvelle phase ; on se préoccupe un peu partout d'étudier pour elles-mêmes les roches qui renferment les fossiles, et de les classer d'après leur ordre de superposition ; on établit par suite des listes de fossiles caractéristiques de chaque terrain, et l'on cherche à se faire une idée de l'époque relative d'apparition des divers types. Woodward (1695) eut le mérite de tenter le premier pour l'Angleterre une étude méthodique de ce genre. Le même travail était fait en Italie par Valisneri. L'exemple fut suivi plus tard en Allemagne par Lehmann qui établit la distinction entre les terrains azoïques et les terrains fossilifères (1756). En 1780 Soldani eut la première notion des faunes de mer profondes et des faunes littorales ; il décrit les fossiles marins et d'eau douce dans le bassin de Paris. Enfin Smith (1790) fonde une excellente classification des assises d'Angleterre d'après leurs fossiles.

En Allemagne, les géologues sont détournés de l'étude des fossiles par le brillant enseignement de Werner qui avait un retentissement énorme. Ce savant et ses élèves s'appliquaient à l'examen des minéraux et des roches, auxquels ils attribuaient sans exception une origine marine. La lutte entre les Vulcanistes et les Neptunistes occupe la fin du dix-huitième siècle et les préoccupations paléontologiques passent au second plan.

Les progrès sérieux réalisés pendant ce siècle sont dus principalement à un retour à des idées plus justes dans le domaine de la théorie géogénique. Valisneri pour la première fois essaye de séparer les données scientifiques de l'interprétation de la Genèse. Mais le principal mérite de la révolution accomplie revient à Moro (1740) et à son commentateur Generelli (1749). Ce dernier résume et accepte toutes les idées justes qui avaient été émises avant lui ; il demande qu'on ne fasse pas intervenir la divinité au gré de nos caprices, pour lui faire opérer des miracles dans le seul but de confirmer nos hypothèses.

On voit que l'horizon s'était singulièrement éclairci lorsqu'on arrive à l'époque de Cuvier. La voie du grand naturaliste était préparée, des documents sérieux étaient acquis ; mais l'on ne peut pas dire que la Paléontologie fût encore sérieusement constituée, en tant que science indépendante : les principes fondamentaux, ceux qui permettent la comparaison des formes fossiles avec les vivantes, n'étaient pas encore posés. Leur découverte est l'un des grands titres de gloire de Cuvier.

Deuxième période. — On peut dire que le génie précis et dogmatique de Cuvier a créé la Paléontologie, et de plus qu'il lui a imprimé pour long-

temps un mouvement et une allure qu'elle a eu grand'peine à modifier. C'est principalement par l'application du principe de la corrélation des formes que Cuvier arrive à des résultats intéressants. Il étudie en détail les ossements retirés du gypse de Paris et des environs, et montre les analogies et les différences entre ces types et les genres qui vivent de nos jours. Il décrit ces formes que nous considérons aujourd'hui comme ancestrales, *Palæotherium*, *Xiphodon*, *Dichobune*, etc., et montre que chacune d'elles réunit des caractères propres à divers groupes aujourd'hui distincts. La découverte des Marsupiaux dans le gypse de Paris est restée célèbre dans l'histoire de la Paléontologie et de l'Anatomie comparée. Elle a inauguré une méthode nouvelle qui devait donner les plus heureux résultats pour l'étude des restes fossiles. Cuvier avait découvert (1812) un squelette dont la mâchoire lui paraissait avoir les plus grandes analogies avec celle d'un Marsupial. En vertu du principe de la corrélation des formes qu'il avait établi, il prédit que l'animal devait avoir au bassin des os marsupiaux. Il fit creuser la pierre devant plusieurs personnes pour dégager la partie postérieure du corps, et son hypothèse se trouva vérifiée, à la grande admiration du monde scientifique contemporain

Un fait non moins important dans l'histoire de la Paléontologie, c'est la détermination par Cuvier de la nature d'une mâchoire trouvée dans le Bathonien de Stonesfield. Cuvier montra en 1818 que ce débris, appartenant au genre *Thylacotherium*, provenait d'un Mammifère du groupe des Marsupiaux. Cette découverte a bouleversé les idées des naturalistes de l'époque qui se refusaient à croire qu'un Mammifère pût être aussi ancien. Ce n'est que trente ans après que les Marsupiaux furent découverts dans les terrains triasiques.

Cuvier s'était préoccupé avant tout d'établir la véritable nature zoologique des animaux fossiles et principalement des Mammifères ; il prouvait définitivement qu'avant la faune actuelle avaient existé des faunes diverses qui s'étaient plusieurs fois renouvelées. La disparition des formes préexistantes et leur remplacement par des formes nouvelles devaient s'être faits brusquement et étaient la conséquence de cataclysmes dont la surface de la terre, dans son ensemble, était le siège. A l'hypothèse d'une création unique, Cuvier substituait donc celle de créations répétées plus ou moins fréquemment. Inutile d'ajouter que Cuvier était partisan convaincu de l'immutabilité des espèces. Si inexacte qu'elle fût, la théorie des cataclysmes était, en somme, une des plus naturelles qui dût se présenter à l'esprit pour expliquer les différences profondes qui existent entre les faunes des couches successives, au moins dans les régions étudiées jusqu'à l'époque dont il s'agit.

L'influence de Cuvier se fit sentir de son vivant, et ses erreurs mêmes ont été le point de départ d'un mouvement progressif. Depuis son époque les fossiles sont étudiés avec plus d'intérêt puisqu'on sait se faire une idée de l'animal qu'ils représentent et qu'on peut tenter des restaurations souvent fort vraisemblables; on sait de plus que les différences de détail ont une importance considérable puisqu'elles sont caractéristiques des niveaux différents. Aussi les travaux paléontologiques de cette époque sont-ils conduits avec une précision et un soin tels qu'ils subsistent aujourd'hui dans leur ensemble et sont le point de départ des recherches effectuées sur chaque groupe.

Les progrès de la Paléontologie, dans la première moitié du siècle, sont dus aux efforts de savants qui dirigent leurs recherches dans deux voies différentes. D'une part les discussions théoriques entre les Zoologistes, qui ont eu un si grand retentissement, ont pour objet le problème de l'espèce, et annoncent l'apparition de la doctrine de l'Évolution. A ce titre elles intéressent directement le Paléontologiste. D'autre part les Géologues explorent avec le plus grand soin les dépôts de toutes les régions de l'Europe occidentale et décrivent avec soin les fossiles qu'elles renferment. De bonne heure, les savants se sont d'ailleurs appliqués aux recherches purement pa-

léontologiques, beaucoup ont décrit pour un groupe tous les matériaux connus jusqu'à leur époque, et quelques-uns ont consacré leur existence à l'étude d'un seul et même groupe. On comprendra sans peine que nous ne puissions pas citer ici de noms. La période dont nous parlons se relie sans interruption à la période contemporaine, où les recherches deviennent de plus en plus nombreuses. Au commencement de son grand ouvrage sur les *Enchaînements du monde animal*, M. Gaudry énumère, à côté de chaque groupe, les noms des savants qui ont le plus contribué à le faire connaître. « Quoique ces listes renferment plus de 500 citations, elles sont loin d'être complètes... Je n'en finirais pas si je voulais énumérer tout ce qui a été dépensé de génie depuis la mort de Cuvier pour ressusciter les générations antiques. » Nous aurons d'abord l'occasion dans la partie systématique de cet ouvrage de mentionner les plus importants de ces travaux.

Le problème de l'origine des variations de faune continuait à préoccuper les Géologues les plus éminents. L'opinion régnante est toujours que les espèces sont absolument caractéristiques des niveaux où elles se rencontrent et qu'aucune d'elles ne passe d'une formation à l'autre. En 1850, d'Orbigny, précisant les idées de Cuvier, supposait que la nature animée avait dû être éteinte et renouvelée vingt-sept fois. Il divisait donc les dépôts fossilifères en vingt-sept étages répartis en groupes d'inégale valeur et caractérisés chacun par leur faune spéciale. Cette classification était faite avec tant de soin qu'elle a prévalu, dans ses grandes lignes, jusqu'à l'époque actuelle; si les recherches et les idées nouvelles ont amené des changements dans le groupement stratigraphique, les dénominations ont subsisté pour la plupart. Il n'en est pas de même des idées théoriques qui avaient conduit d'Orbigny à ces conclusions. Déjà, en 1813, von Schlottheim avait refusé d'admettre que chaque couche spéciale fût le produit d'une révolution nouvelle. Bronn a montré qu'en effet certaines espèces passent en réalité d'une formation à l'autre, et que si les limites stratigraphiques sont fréquemment de véritables barrières pour la persistance d'une forme, cette règle n'a rien d'absolu : les espèces ne naissent et ne disparaissent nulle part toutes ensemble. Lyell (1832), détruit à tout jamais l'hypothèse alors généralement admise des cataclysmes et des révolutions violentes. Sa théorie des causes actuelles consiste en ce que tous les phénomènes qui se sont passés à la surface du globe dans les temps anciens sont de nature identique à ceux qui sont réalisés de nos jours. Nous voyons en bloc et comme en raccourci les résultats de ces phénomènes, mais nous devons admettre qu'ils ont dû exiger un temps considérable. Ces idées nouvelles, adoptées sans restrictions par l'universalité du monde savant, ouvraient la voie de la manière la plus heureuse aux théories transformistes. Le changement des faunes a dû être aussi un phénomène lent et continu, comme tous les phénomènes géologiques : de là à admettre que ces faunes dérivaient les unes des autres il n'y avait qu'un pas. Sir Ch. Lyell, partisan au début de la fixité des espèces, rendait, avec une impartialité rare chez les savants de cette opinion, pleine justice aux essais de Lamarck; l'exposé de la doctrine transformiste par Darwin l'a rapidement convaincu; et depuis l'Évolution n'a pas eu parmi les Géologues de plus chaud et plus éloquent partisan que l'illustre savant anglais.

La théorie de l'Évolution a rencontré à son apparition l'accueil le plus défavorable, et n'a pu par suite avoir dès l'abord une grande influence sur les progrès de la Paléontologie. Lamarck n'avait d'ailleurs qu'une connaissance imparfaite des fossiles; il les connaissait assez cependant pour tirer de leur ordre d'apparition un argument en faveur de sa théorie du développement progessif, qui était alors une nouveauté et renversait les idées philosophiques les plus enracinées. Mais l'importance des idées de Lamarck n'en est pas moins de premier ordre. C'est lui qui le premier a osé avancer que l'espèce n'est pas une entité immuable, que les espèces dérivent les unes des autres comme les individus, que les formes fossiles sont les ancêtres de celles qui vivent actuellement. L'enseignement de Geoffroy Saint-Hilaire

au point de vue qui nous occupe tendait par des arguments différents aux mêmes conclusions.

En 1844 parut en Angleterre un ouvrage anonyme intitulé *Vestiges de la création*, qui eut un grand retentissement. L'auteur, connu depuis (CHAMBERS), y avait réuni tous les arguments en faveur de la mutation des espèces, et s'appuyait en particulier sur les changements paléontologiques survenus aux diverses époques ; l'auteur allant plus loin comparait les stades du développement des animaux les plus élevés aux états réalisés par les classes inférieures, qui ont apparu avant les autres et caractérisent les faunes anciennes. Des exagérations relatives, par exemple, aux idées admises par Lamarck sur la génération spontanée, excitèrent de vives critiques qui firent un tort immérité à l'ouvrage entier.

Ce n'est pas faire injure au génie de DARWIN que de rappeler combien ses prédécesseurs lui avaient ouvert la voie et préparé sa tâche. Les documents qui pouvaient servir de preuves à l'appui des idées nouvelles étaient bien moins abondants au commencement du siècle que vers l'année 1850; aussi Lamarck et Geoffroy n'en avaient-ils que plus de mérite à créer de toute pièce une doctrine aussi hardie, malgré l'oposition violente à laquelle ils étaient en butte. On peut reprocher à Darwin de n'avoir pas fait la part assez belle à Lamarck qu'il confond dans sa préface avec des prédécesseurs plus obscurs. Une grande partie de l'école transformiste actuelle rend plus justement à l'illustre savant la part qui lui est due, et reprend avec des données nouvelles la plupart de ses idées, même de celles qui n'étaient pas partagées par Darwin. A ce dernier revient l'honneur d'avoir découvert l'un des facteurs les plus importants de l'évolution, le phénomène de la sélection naturelle. Il a eu de plus le mérite d'appuyer ses théories sur des observations multiples, sur des expériences longues et patientes, de les présenter sous une forme déductive sans l'intervention d'une hypothèse, et de les développer avec une logique irréprochable. Telles sont, à notre avis, les causes qui expliquent pourquoi Darwin a réussi là où ses prédécesseurs ont échoué. Il avait suivi la meilleure méthode, puisqu'il a pu vaincre presque toutes les résistances, et c'est véritablement de lui qu'il faut faire dater la transformation profonde qu'a subie la direction des études biologiques et paléontologiques.

Troisième période. — Il nous serait impossible d'esquisser un aperçu même rapide des progrès réalisés dans cette dernière période qui commence vers 1857 et qui continue de nos jours. Les deux chapitres suivants seront consacrés à exposer l'état actuel des idées admises dans l'école transformiste, en tant que ces idées reçoivent de la Paléontologie une confirmation ou qu'elles impriment aux données fournies par cette science un caractère synthétique spécial. Mais nous devons mentionner que les recherches purement descriptives n'ont pas cessé d'être en honneur, et que le nombre des types décrits croît avec une rapidité dont il est difficile de se faire une idée. L'*Annuaire géologique* compte 735 publications paléontologiques parues en 1889, et à ce nombre il faudrait ajouter la quantité énorme de descriptions faites dans les travaux plus spécialement géologiques. L'un des caractères les plus saillants de la période actuelle c'est une recherche marquée de la précision minutieuse dans les observations. On s'efforce de tirer de l'examen d'un fossile tout ce qu'il est possible de connaître sur sa morphologie, sa structure, son développement. On emploie le procédé délicat des coupes minces pour pénétrer plus avant dans l'analyse descriptive, on compare les formes jeunes aux adultes, et l'on ne se laisse rebuter par aucune difficulté technique.

D'autre part, la stratigraphie ayant fait de son côté d'immenses progrès, on connaît mieux la répartition des formes dans le temps et dans l'espace. On sait distinguer les variations d'une même espèce dans des localités différentes de même âge, des mutations que subit cette espèce quand elle se montre dans des dépôts moins anciens. On tire parti de l'association des faunes pour reconstituer les conditions du milieu dans lequel elles ont vécu,

et l'on réalise la géographie zoologique et botanique des diverses époques aux temps géologiques.

Enfin l'on se préoccupe avant tout de synthétiser tous les résultats acquis et de rechercher la filiation de ces formes innombrables que l'on découvre chaque jour. Cette science nouvelle, la Phylogénie, s'appuie en grande partie sur les données paléontologiques et leur fournit en échange leur principal attrait. Son importance est telle dans l'état actuel de nos connaissances, que nous aurons à examiner avec quelques détails sur quels principes elle est fondée et quels problèmes de détail elle soulève.

Ce qui doit ressortir de ce court exposé historique c'est le fait que la Paléontologie comme toute autre science, mais à un degré plus prononcé, est restée pendant de longs siècles à un état presque rudimentaire. Quelques hommes de génie, au commencement du siècle, ont posé des principes qui ont élevé l'etude des fossiles à l'état de science independante. A l'heure actuelle la Paleontologie progresse avec une rapidité extrême ; elle procède par approximations successives, comme l'implique naturellement son objet même. Nous aurons à montrer dans le cours de cet ouvrage la grandeur des résultats acquis, et à signaler les problèmes qui restent encore à resoudre.

CHAPITRE II

LA PALÉONTOLOGIE ET LA DOCTRINE DE L'ÉVOLUTION

§ 1. — L'Espèce. Ses variations (1).

La transformation profonde qu'a subie la Paléontologie depuis le jour où les idées transformistes ont été adoptées à peu près universellement tient à deux causes : d'une part, la doctrine de l'évolution a fait faire de grands progrès à l'étude des fossiles, d'autre part celle-ci a fourni de nouveaux arguments à l'appui de la doctrine nouvelle dont les partisans sont naturellement amenés à pousser de plus en plus loin les recherches paléontologiques. Nous avons donc à montrer maintenant comment les principes fondamentaux de la théorie évolutionniste tantôt reçoivent une confirmation de l'étude des formes éteintes, tantôt au contraire éclairent d'un nouveau jour l'histoire de la succession de ces formes. Les relations de la Paléontologie avec l'étude des *variations des formes* seront donc l'objet de ce chapitre.

Définition de l'espèce. — La définition de l'espèce est fondée sur l'observation courante, faite dans tous les pays, de la ressemblance évidente de certaines formes et de leur distinction tranchée avec les formes les plus voisines. Jusqu'à Lamarck, on

(1) E. Perrier, *Traité de Zool.*, fascicule I, 1890. — Wallace, *le Darwinisme*, ch. VII, trad. fr., 1891. — Huxley, *Evolution* dans Encycl. Brit., t. VIII et *l'Évolution et l'origine des espèces*. Paris, 1892. — Geddes, *Variation. Ibid.*, t. XXIV.

pensait que l'espèce était une entité immuable, délimitée d'une façon absolue. La définition la plus claire fut celle de Cuvier : « L'espèce est la collection de tous les êtres organisés descendus l'un de l'autre ou de parents communs, et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux. »

On trouvera dans les traités de Zoologie et de Botanique les détails relatifs à la difficulté de préciser et d'appliquer ces définitions aux êtres vivants ; les ouvrages de Philosophie zoologique discutent aussi les divers critériums proposés, comme la fécondité des hybrides, etc.

Lamarck a eu le premier l'idée que les espèces n'étaient pas immuables, mais dérivaient les unes des autres. Les savants tels que Chambers, G. Saint-Hilaire, Grant, von Buch et quelques autres, considérés par Darwin et Wallace comme les précurseurs du transformisme, se sont préoccupés aussi de démontrer non pas la non existence des espèces, mais leur variabilité. Nous savons que Darwin et Wallace ont accumulé les premiers de nombreuses preuves de variation chez les êtres vivants et montré combien était parfois arbitraire la distinction entre les espèces, les races et les variétés.

En Paléontologie, le problème de la délimitation des espèces est plus difficile encore. On n'a plus à sa disposition le critérium, dont on se sert rarement d'ailleurs en Biologie, de la stérilité des hybrides provenant des espèces différentes et l'on ne peut savoir si les individus observés proviennent des mêmes parents. On doit donc se laisser guider par le principe de continuité : on réunira dans une même espèce les individus qui se ressemblent par leurs caractères essentiels, et ne diffèrent que par des caractères secondaires, de l'ordre de ceux qui, chez les êtres vivants, définissent les variétés ou les races. On sent tout ce qu'il y a d'arbitraire dans une pareille définition. Telle variation peut paraître fondamentale à certains paléontologistes et ne pas nécessiter aux yeux d'un autre la création d'espèces distinctes. Les tendances spéciales de chacun se donnent carrière; de même qu'en Zoologie et en Botanique, les discussions sont, et surtout ont été à une certaine époque, incessantes entre les savants qui veulent multiplier les dénominations spécifiques et ceux qui tendent au contraire à en restreindre le nombre.

En pratique, l'on cherche presque toujours à grouper sous une même dénomination spécifique les formes qui présentent entre elles des transitions ménagées. Lorsque les formes de passage manquent, on établit une coupure. Cela suppose qu'on a entre les mains une masse considérable de matériaux, tandis

qu'au contraire les espèces ont été établies à l'origine pour un très petit nombre d'échantillons et il en est de même actuellement pour beaucoup d'espèces nouvelles.

Séries continues de formes. — Maintenant que l'examen de ces questions est à l'ordre du jour, les biologistes découvrent chaque jour un grand nombre de cas de transitions continues entre des formes extrêmes réputées très dissemblables. Les exemples abondent dans la nature actuelle. Les Paléontologistes sont entrés résolument dans cette voie et les résultats obtenus sont des plus curieux.

Les premiers travaux où un nombre immense d'individus ont été examinés sont ceux de Hilgendorf et de Waagen. Le premier de ces auteurs (1) a repris l'étude de très petites coquilles appartenant au genre *Planorbis* qui se trouvaient par milliers, à différents niveaux, dans les calcaires du Miocène supérieur de Steinheim (Wertemberg). Ces coquilles présentent des formes tellement variées qu'elles sembleraient pouvoir être rapportées à des genres différents. Elles sont lisses, carénées, ombiliquées, turriculées, arrondies, sillonnées, etc., etc. Bronn les avait toutes réunies sous le nom de *Paludina multiformis*. Hilgendorf et après lui Hyatt ont trouvé toutes les transitions entre les diverses formes, et admettent qu'elles sont issues les unes des autres. Il faut avouer d'ailleurs qu'ils ne les groupent pas de la même manière.

Non moins important est le mémoire de Waagen sur « la Série des formes d'*Ammonites subradiatus* » L'auteur y décrit un grand nombre de formes voisines qu'il réunit sous le nom générique d'*Oppelia* et appelle pour la première fois l'attention sur une distinction importante. Les variations de la forme étudiée sont de deux sortes. Les unes se produisent d'une localité à l autre dans des couches de même âge : Waagen les appelle des *variations*. Les autres se manifestent quand on examine les couches successives d'une même localité ; il les appelle des *mutations*. Dans les descriptions des diverses espèces, Waagen établit la filiation de toutes ces espèces dans le temps et leurs variations suivant les localités.

Comme troisième exemple classique nous pouvons citer l'histoire des Paludines du Miocène supérieur étudiées par Neumayr (2) et sur lesquelles nous aurons à revenir.

Ces travaux ont été le point de départ d'une réaction marquée

(1) *Monatsber. Berl. Akad.*, 1866.

(2) Neumayr und Paul, *die Congerien und Paludinen Schichten Westslavoloniens.* (*Abhandl. Geolog. Reichsanst.* VII.)

contre la tendance ancienne qui consistait à multiplier sans limite le nombre des espèces. Si beaucoup de savants persistent encore à surcharger la nomenclature d'une foule de dénominations spécifiques difficiles à appliquer dans la pratique, la plupart des Paléontologistes ont aujourd'hui un autre souci. Quand ils sont en présence d'une masse suffisante de matériaux, ils étudient minutieusement les variations qui se manifestent pour chaque forme distincte, et établissent des « séries de formes » en tenant compte des variétés et des mutations. L'analyse est poussée plus loin qu'autrefois, mais des conclusions synthétiques viennent la compléter heureusement. Les dénominations, les coupures peuvent ensuite changer, suivant le gré des auteurs, mais les faits importants restent établis et l'évolution du groupe est connue avec ses particularités importantes.

Ces recherches délicates, consignées dans des travaux d'une lecture difficile mais dont les conclusions présentent le plus grand intérêt, ont été poursuivies jusqu'ici principalement dans la classe des Mollusques. Nous insisterons plus loin sur le travail récent de Hyatt sur une famille importante d'Ammonites. Buckman publie peu à peu les Ammonites du Bajocien examinées au même point de vue. Des analyses de même nature ont porté de plus sur les groupes suivants : parmi les Mollusques, les Cancellairès (Hœrnes), les Inocerames, les *Halobia*, les Unionidés des couches de Slavonie (Penecke), un très grand nombre de Brachiopodes (Davidson, Œhlert); parmi les Oursins, le genre *Ananchytes;* les végétaux considérés comme les ancêtres des formes actuelles (de Saporta). Ces recherches sont plus fécondes que celles qui consistent à distinguer plus de cent espèces d'*Unio* dans les eaux françaises, ou à faire involontairement plusieurs espèces avec deux branches d'une même plante.

Que doit-on conclure de ce qui précède au sujet de la délimitation des espèces en Paléontologie ? A l'heure actuelle, tout criterium fait défaut. La délimitation de l'espèce est, comme on l'a dit souvent, une affaire d'appréciation. On groupe sous une même dénomination les formes les plus voisines, celles qui sont réunies par de nombreuses transitions, mais qui sont séparées des formes différentes par un intervalle appréciable. Fréquemment les transitions font défaut entre les formes qui se trouvent dans des couches distinctes en un même lieu, et la plupart des niveaux sont caractérisés par des espèces spéciales pour tous les groupes de fossiles. Nous verrons plus loin la raison de ce fait qui présente toutefois, comme nous venons de le voir, de nombreuses exceptions.

Sélection naturelle (1). — Le principe de la *sélection naturelle*, découvert par Darwin et Wallace, explique comment les variations individuelles s'accumulent et s'exagèrent chez les descendants d'une même forme, au point de produire d'abord des variétés et enfin des espèces distinctes. Ce principe, trop connu aujourd'hui pour que nous soyons obligés de l'exposer avec détail, consiste en ce que la lutte pour l'existence ne laisse survivre et se perpétuer que les formes capables de résister à des changements souvent désavantageux dans les conditions de milieu; les variations utiles, transmises par l'hérédité, auront pour résultat la prépondérance de la forme qui les présente, et s'accentueront à chaque génération. Quand la différenciation est poussée assez loin, la forme nouvelle ne peut plus se croiser avec celle dont elle est sortie et l'espèce est constituée ; la forme primitive peut ou bien disparaître, ou bien subsister sans modification, ou bien encore évoluer dans plusieurs sens différents.

La Paléontologie ne peut apporter aucun argument direct à l'appui du principe de la sélection. Mais ce principe est la base même de la doctrine transformiste tout entière, dont les diverses propositions reçoivent chaque jour de la Paléontologie des vérifications démonstratives.

Formes intermédiaires. — Une objection faite à l'hypothèse même de l'évolution des formes doit cependant nous arrêter. On a fait observer que, si les espèces dérivent graduellement les unes des autres, on devrait toujours trouver entre elles les types intermédiaires, et les deux règnes devraient présenter une série rigoureusement continue de formes. A cela l'on a pu répondre que le principe même de la sélection naturelle suppose que les formes intermédiaires ne peuvent subsister longtemps, puisqu'elles se trouvent pour ainsi dire prises entre deux feux. Il est donc naturel que l'on ne rencontre pas, dans la nature actuelle, les formes de passage entre les diverses espèces, sauf dans le cas où l'on assiste à l'apparition d'une forme nouvelle dont l'évolution n'est pas achevée. C'est ce qui arrive en réalité dans des cas que le progrès des observations rend de plus en plus fréquents.

Mais alors une nouvelle objection s'est présentée, et celle-là nous ramène directement à notre objet. En examinant les couches géologiques successives, on devrait toujours pouvoir trouver entre deux espèces distinctes les types de passage, soit sous forme de variétés locales, soit sous forme de mutations.

(1) Wallace, *Le Darwinisme*, 1891. — Weismann, *Essai sur l'hérédité et la Sélection naturelle*, trad. fr., 1892.

Et, tout au contraire (on le croyait du moins), la Paléontologie ne fournit pas de telles indications.

Darwin a répondu à cet argument en faisant valoir l'insuffisance des documents géologiques, insuffisance tenant à la fois aux difficultés de fossilisation, et à la rareté relative des matériaux acquis. Depuis cette époque, l'attention s'étant portée vers ce genre d'études, les types de passage découverts sont de plus en plus nombreux. Nous en avons cité quelques-uns, et nous les signalerons peu à peu dans le cours des chapitres suivants. Toutefois il est indiscutable que, dans les régions les mieux étudiées, celles où la faune est le mieux connue, comme dans le Tertiaire du bassin de Paris, les espèces d'une couche sont souvent fort différentes de celles de la couche précédente, même lorsqu'il ne semble pas y avoir entre les deux de lacune stratigraphique. Rien n'est plus facile à expliquer. La production des formes nouvelles se fait en général dans des régions peu étendues. Il peut arriver en réalité qu'une même forme évolue d'une même manière dans des localités très éloignées, et nous en verrons plus loin des exemples ; mais, en général, il n'en est pas ainsi, et l'aire d'apparition des espèces est, en général, très localisée. Le fait a été constaté pour certains papillons et certaines plantes à l'époque actuelle (1). Une fois différenciés, les types nouveaux rayonneront à des distances souvent très grandes, et pourront se retrouver auprès de la forme souche, sans se croiser avec elle et sans présenter de trace de transition.

Le fait a dû se passer de même aux époques antérieures. C'est donc seulement par une véritable chance que les géologues pourront rencontrer la localité d'origine des espèces qu'ils étudient; si, de plus, des phénomènes d'érosion et de métamorphisme ont fait disparaître ou ont bouleversé la localité en question, il ne restera plus aucune chance de relier, par l'observation directe, les anneaux de la chaîne. Cependant dans certains étages riches en fossiles où la superposition des couches se fait sans lacunes, on a pu retrouver quelques localités privilégiées où l'apparition de nouvelles formes s'est faite avec une certaine intensité. C'est ainsi que Hyatt (2), après avoir étudié des milliers d'individus des principaux gisements de l'Europe, détermine comme berceau des diverses souches d'Arétidés, les bassins de la Côte d'Or et de l'Allemagne du Sud.

Transition entre les genres et entre les grands groupes. — Les remarques précédentes qui ont trait aux causes de l'in-

(1) Bates, *The naturalist on the Amazones*. Londres, 1863.
(2) Hyatt, *Genesis of the Arietidæ* (*Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge*, 1889).

suffisance des documents paléontologiques s'appliquent aussi aux termes de transition qui ont dû exister entre les groupes plus étendus comme les genres, les familles, les ordres, les classes. Si le principe de l'évolution est exact, les formes les plus isolées en apparence, les types les mieux spécialisés, doivent être rattachés par des formes de passage à des formes ancestrales d'où sont sortis les autres groupes. La Paléontologie fait connaître effectivement un grand nombre de ces types intermédiaires qui ont actuellement disparu. Ainsi, parmi les Échinodermes, le groupe des Cystidés comprend des formes qui ont dû donner naissance aux types, si bien définis à l'époque actuelle, des Astéroïdes, des Échinoïdes, des Crinoïdes. Parmi les Vertébrés, on connaît des transitions entre les Reptiles et les Batraciens; les plus anciens des Crocodiliens, des Lacertiliens, etc., étaient moins différenciés que les formes vivantes, et se rapprochaient davantage du type le plus inférieur de la classe, représenté actuellement par le genre *Hatteria*. Les plus anciens Oiseaux connus avaient des caractères Reptiliens très marqués. La Paléontologie végétale fournit aussi des exemples concluants : les formes primitives des Gymnospermes et des Angiospermes sont aujourd'hui connues.

Ainsi la Paléontologie fournit des arguments importants en faveur de la continuité des formes animales ou végétales. Néanmoins d'importantes lacunes subsistent encore. Comme pour les espèces, ces lacunes sont graduellement atténuées par la connaissance récente des gisements exotiques. Ainsi, l'on était étonné jusqu'à ces dernières années de voir les Ammonites apparaître brusquement dans le Trias, par des formes déjà très compliquées, sans liaison apparente avec les Goniatites du Carbonifère. Or, les recherches récentes de Gemmellaro sur la faune de Sicile, celles de Waagen sur celle de l'Inde, ont fait connaître les formes de transition cherchées dans l'étage permo-carbonifère, et montré que l'évolution du type Ammonite avait dû se produire dans la zone méditerranéenne méridionale et orientale.

Tout en reconnaissant l'importance des résultats nouveaux dont la Paléontologie a enrichi l'histoire de l'évolution des êtres, il faut bien avouer que cette science n'a pas donné jusqu'ici tout ce qu'on en attendait, en particulier pour ce qui concerne l'origine des grandes subdivisions du règne animal. C'est ainsi que les Brachiopodes, les Insectes, les Mammifères, paraissent tout aussi isolés depuis qu'on a retrouvé leurs débris dans des dépôts de plus en plus anciens; les représentants des formes ancestrales de ces groupes n'ont pas été trouvés jusqu'ici. Souvent l'on

peut assigner à ces lacunes une cause spéciale pour chaque cas particulier. Ainsi, les ancêtres des Vertébrés étaient probablement des animaux mous, comme semble le prouver l'existence de l'*Amphioxus* : il est naturel qu'ils n'aient pas laissé de trace dans les divers terrains ; il en est de même pour les ancêtres des Batraciens qui étaient probablement cartilagineux. Ou bien encore, le groupe dans son ensemble n'est pas aquatique et ne laisse jamais que des représentants peu nombreux : ce qui est le cas des Oiseaux ou des Insectes. Enfin il peut arriver que les parties dures, assez importantes pour que nous connaissions un grand nombre d'individus fossiles, ne permettent pas cependant de déterminer exactement les particularités anatomiques, comme cela a lieu pour les Crustacés, les Gastéropodes, beaucoup de Cœlentérés.

Saltation (1). — L'insuffisance des matériaux tant de fois invoquée explique donc en partie les lacunes signalées et amoindrit l'importance de l'argument qu'on voudrait en tirer contre l'évolution. Néanmoins, cette notion n'est pas suffisante ; elle n'explique pas, par exemple, pourquoi les Acéphales ne se rencontrent jamais dans le Cambrien, alors que les Gastéropodes y sont nombreux, et pourquoi ils apparaissent brusquement dans le Silurien moyen par des formes multiples et portant tous les caractères essentiels du groupe. Elle n'explique pas non plus pourquoi, aux époques plus récentes, des lacunes importantes existent entre les familles, dans des groupes où les représentants fossiles sont extrêmement nombreux et bien conservés. Qu'on examine l'échelle des êtres dans le temps, ou qu'on étudie à une époque quelconque l'ensemble des formes contemporaines, la nature semble donner toujours un éclatant démenti à la formule célèbre considérée longtemps comme un axiome : *natura non facit saltus*. La continuité est parfois manifeste, évidente, au point de rendre presque impossibles les coupures dans des groupes déterminés, par exemple à l'intérieur d'un grand genre ; mais les intermédiaires sont de plus en plus rares entre les genres, les familles, les ordres, les classes. A certains moments l'évolution semble avoir procédé par sauts de plus en plus brusques. Il y a beaucoup plus de différence entre l'Acéphale et le Gastéropode qui se ressemblent le plus, qu'entre les deux extrêmes de la série des Acéphales, ou bien entre les deux extrêmes de la série des Gastéropodes. Entre les Reptiles et les Mammifères, on ne connaît que deux ou trois formes intermédiaires douteuses et aberrantes. Or, si l'apparition de ce

(1) Eimer, *Entstehung der Arten*, Iena, 1887.

dernier type avait été aussi lente qu'a été son évolution ultérieure, des milliers de formes de passage auraient dû exister dans une longue série de couches géologiques, et il serait inadmissible qu'elles eussent laissé si peu de traces.

Une grande partie de l'École transformiste actuelle interprète ces faits importants en admettant que l'évolution a pu, par instants se produire avec une très grande rapidité : c'est l'hypothèse de *Saltation*, soutenue en particulier par Cope et Haldeman. Il est incontestable que la vitesse de l'évolution dans un même groupe présente des variations extrêmes : ainsi d'une part nous voyons le type des Lingules se maintenir sans modification importante depuis le Cambrien jusqu'à l'époque actuelle, tandis que chez les Térébratules et les Rhynchonelles l'espèce est constamment *affolée*, suivant l'expression pittoresque due à Vilmorin. On sait aussi que les essais de transformisme expérimental ont montré que des variations très appréciables pouvaient être obtenues en quelques générations. La Saltation consiste en ce que ces variations rapides d'un même type se seraient produites constamment dans une même direction, de manière à modifier profondément le type primitif. Il y aurait eu en quelque sorte accumulation des « forces progressives », et les « forces conservatrices », cédant brusquement, auraient laissé enfin se produire l'évolution préparée pendant une suite de générations. Cette notion de la discontinuité de l'effet malgré la continuité de l'effort a de nombreux exemples dans l'ensemble des sciences physiques.

Cette hypothèse était depuis longtemps dans l'esprit des transformistes, mais elle n'est formulée scientifiquement que depuis peu de temps, et il est encore difficile d'en donner aujourd'hui des preuves très précises. Nous avons cru devoir la signaler parce qu'elle s'accommode d'une manière remarquable avec les données de la Paléontologie et permettrait de lever bien des difficultés.

§ 2. — Causes des variations (1).

Insuffisance de la théorie de la Sélection. — Sans renier aucune des doctrines qu'il avait si fermement établies, Darwin, vers la fin de sa vie, s'était convaincu que la sélection naturelle, toute-puissante pour la fixation des variations et la production des divergences, était insuffisante pour expliquer la cause de ces variations, et n'était pas le seul phénomène entrant en jeu dans

(1) Riley, *On the causes of Variation in organic Forms* (*Proc. Americ. Assoc. Adv. Sc.*, 1888).

le mécanisme de l'évolution. Plus Darwiniste que Darwin, Wallace a toujours attribué à la sélection naturelle une influence exclusive : il admet que les variations individuelles sont spontanées, multiples, se produisent dans tous les sens comme au hasard, et qu'un très petit nombre d'entre elles se transmettent par la sélection, sans qu'il soit utile de faire intervenir une autre force.

L'une des questions les plus intéressantes pour l'objet qui nous occupe consiste à savoir si les variations individuelles sont réellement spontanées, ou si elles sont dues, à quelque degré, à l'action directe du milieu ambiant sur l'organisme. On sait que Lamarck attribuait une influence prépondérante aux conditions du milieu ambiant; le mécanisme de la variation s'expliquait pour lui par le développement des organes soumis à un fréquent exercice et la réduction de ceux qui n'étaient pas utilisés. C'est ce phénomène que Ball appelle, pour abréger, *l'hérédité d'exercice*. Cette conception fut, dès le début, tournée en ridicule par des adversaires passionnés et jugée, d'après l'expression d'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire « sans aucune étude faite aux sources mêmes et d'après d'infidèles comptes rendus, qui ne sont aux vues de Lamarck que ce qu'une caricature est à un portrait ».

Darwin et surtout Wallace ont d'abord écarté aussi sans beaucoup les discuter, les idées de Lamarck. Mais elles ont été reprises récemment avec éclat par Herb. Spencer (1), par Semper (2) par Cope (3) et l'école des Néo-Lamarckistes américains. Spencer insiste sur les effets de l'usage et de la désuétude et montre que de très petites variations dans la force d'un organe ne peuvent être aucunement utiles à l'individu et par suite recueillies par la sélection naturelle. Ces objections paraissent avoir beaucoup embarrassé Wallace qui répond par l'énoncé d'une nouvelle loi, due à Galton, la loi du *retour à la médiocrité :* quand une partie quelconque a été augmentée ou diminuée par la sélection, il y a chez la progéniture une forte tendance à revenir à une taille moyenne, lorsque la sélection cesse d'agir ; la dégénérescence des parties atrophiées pourrait s'expliquer aussi par un but utilitaire : un organe trop faible devient une source de danger et doit disparaître par la sélection.

La question se réduit en somme à deux termes qu'il est facile de préciser.

(1) H. Spencer, *Factors of Organic Evolution*, 1886.
(2) Semper, *The Natural Conditions of Existence as they affect animal Life*. Londres, 1883.
(3) Cope, *The Factors of organic evolution. The natural condition of Existence as they affect animal life*, Londres, 1883. *The origin of the Fittest*, 1887.

1° Y a-t-il réellement des modifications individuelles qui soient dues directement aux variations du milieu?

2° Les modifications en question, si elles se produisent, peuvent-elles être transmises par l'hérédité?

Influence du milieu. — La réponse affirmative à la première question a été donnée en particulier par Semper qui s'appuie sur une foule d'exemples tirés des Mollusques. Les expériences récentes faites sur les végétaux, en particulier par l'École Botaniste française, montrent dans la structure des plantes, des variations importantes et rigoureusement déterminées qui s'observent aussi bien chez les types élevés que dans les formes inférieures telles que les Champignons. Des faits de cet ordre sont la base des méthodes appliquées partout pour la transformation des microbes pathogènes en vaccins. Des expériences précises ont été faites sur des êtres bien plus élevés en organisation : Whitfield, Semper, Locard, Clessin, Dall, Baudon, etc., ont montré que des variations importantes étaient obtenues chez les Mollusques par des changements dans les dimensions du milieu, dans son agitation, dans sa pression (1).

Ces observations s'expliquent difficilement par la théorie de Weismann acceptée par Wallace, sur la *non-hérédité des caractères acquis* (2). Il est certain, toutefois, que les variations produites directement et artificiellement ne sont, en général, pas assez fortement fixées pour que, par un retour aux conditions premières, le type modifié ne puisse revenir au type primitif. C'est ce qui arrive notamment à propos des célèbres expériences de Schmankewitz sur *Artemia salina* (3). Ce Crustacé Phyllopode vit normalement dans les eaux saumâtres; élevé dans des eaux de plus en plus douces, il évolue graduellement, et au bout de quelques générations est transformé en une forme très différente, décrite sous le nom de *Branchipus stagnalis* et vivant normalement dans les eaux douces. Au contraire l'on peut, en augmentant la salure de l'eau, transformer *Artemia salina* en *A. Milhauseni*, espèce qui vit habituellement dans les eaux marines et inversement. Or dans le cas considéré l'on voit que, d'une part, la variation n'est pas assez fixée pour que le retour au

(1) Voir Locard, *L'influence du milieu sur le développement des Mollusques*, 1892.

(2) Sur cette théorie (*théorie de la continuité du plasma germinatif*) et ses conséquences, voir Weismann, *Essai sur l'hérédité et la sélection naturelle*. — Ball, *Les effets de l'usage et de la désuétude sont-ils héréditaires*, tr. fr., 1891. — Nombreux articles de Vines, Turner, Weismann, Osborn, Mivart, Ryder, Lankester, etc., dans *Nature* et *American Naturalist*, 1889, 1890, 1891.

(3) Schmankewitz, *Zeitsch. f. W. Zool.*, 1877

type primitif (quel qu'il soit parmi les trois espèces) ne soit possible ; mais d'autre part les caractères acquis sont bien héréditaires puisque, dans un milieu déterminé, chacune des trois formes respectivement se perpétue avec assez de contance pour constituer une véritable espèce.

L'influence directe ou indirecte du milieu sur la variation n'est d'ailleurs pas mise en doute, mais il reste à définir si les variations qui se transmettent ainsi sont acquises par l'exercice et la désuétude, ou bien si ce sont des variations spontanées du plasma germinatif, accumulées par la sélection naturelle. L'expérimentation seule pourra donner une solution définitive de ce problème qui préoccupe aujourd'hui un grand nombre de naturalistes. Les paléontologistes sont d'ailleurs intervenus dans la discussion et ont apporté des arguments tout au moins théoriques, tirés de l'étude des fossiles.

Néo-lamarkisme américain. — Les théories de Cope (1) et de Hyatt sont entourées de quelques obscurités métaphysiques qui avaient frappé Darwin lui-même (2). Les points les plus importants sont tout d'abord l'acceptation de l'influence du milieu et ensuite l'intervention d'une force, mal définie d'ailleurs, appelée *bathmisme*, qui semble n'être autre chose qu'une généralisation des lois d'accélération ou de retard de développement dont nous nous occuperons plus loin. L'intérêt de ces travaux, abstraction faite de la portion purement métaphysique, est dans l'application à la Paléontologie de la théorie que nous venons de développer. Admettant que l'usage fréquent fortifie les organes, Cope montre comment on peut expliquer facilement des cas de variations intéressants. L'exemple le plus frappant est fourni par l'origine de la structure du pied chez les Ongulés. Cope admet que les parties qui composent les membres peuvent s'allonger, soit sous l'influence de chocs répétés, soit sous l'influence de la tension. De là vient la longueur des doigts des Digitigrades, la longueur des tibias chez les Plantigrades, le développement des pattes de derrière des Sauteurs tels que le Kanguroo et la Gerboise, et celui des pattes de devant chez les Paresseux.

La soudure des os, le développement des articulations reçoivent aussi une explication simple, ainsi que la présence des cornes chez les Ruminants. L'évolution de ces organes est suivie pas à pas dans les types fossiles jusqu'aux formes actuelles et se développe fort bien dans le sens indiqué par la théorie. On voit combien l'École américaine revient aux idées si amèrement

(1) Cope, *Origin of the Fittest. Essays on Evolution*, New-York, 1887.
(2) *Vie et correspondance de Darwin*. Trad. française, t. II, p. 233.

reprochées à Lamarck, et les exprime presque dans les mêmes termes. Mais Cope va bien plus loin encore et fait intervenir la volonté et l'intelligence animale comme causes primordiales de ces variations (1); ainsi, au début, c'est parce que l'animal aquatique aurait cherché à maintenir ses pattes rigides que ces organes auraient perdu la possibilité de fortes flexions; de même les Artiodactyles auraient volontairement ramené les deux doigts extrêmes en arrière des autres pour les protéger, et ainsi de suite Il est inutile d'insister sur les objections multiples et définitives que soulèvent ces exagérations. L'École américaine a rendu d'ailleurs bien d'autres services à la cause transformiste, et nous allons voir bientôt comment les travaux de Hyatt nous permettent de saisir sur le fait, pour un groupe étendu, le mécanisme de la production des formes nouvelles.

§ 3. — Effets des causes extérieures.

Adaptation. — L'adoption de l'hypothèse de l'influence du milieu donne une explication immédiate des cas innombrables d'adaptation que l'on observe dans les deux règnes. La sélection naturelle fournirait d'ailleurs à elle seule dans bien des cas une interprétation suffisante des phénomènes observés.

L'*adaptation* est le fait que des types, appartenant manifestement au même groupe par l'ensemble de leurs caractères, présentent des différences qui sont en relation directe avec leur mode spécial d'existence. Ainsi les Cheiroptères diffèrent de tous les Mammifères par l'adaptation à la locomotion aérienne; les Pulmonés sont les seuls Mollusques (à part trois ou quatre exceptions) adaptés à la respiration dans l'air; les membres des Cétacés leur permettent seulement la locomotion aquatique, etc.

Les phénomènes d'adaptation ont été particulièrement mis en lumière par Geoffroy-Saint-Hilaire qui a montré que dans un même groupe les organes adaptés à diverses fonctions se ramènent au même type. Il établit, par exemple, l'homologie des parties du squelette des Vertébrés, quelles que soient les fonctions auxquelles ces parties sont appelées dans les diverses formes. De là à une explication rationnelle de ces différences par l'hypothèse de modifications s'étant produites réellement et graduellement aux dépens d'un type primitif, il n'y avait qu'un pas, que Geoffroy n'a d'ailleurs pas hésité à franchir.

(1) Cope, *Origine of the Fittest*, p. 40.

Il faut rattacher à cet ordre de phénomènes tous les cas de mimétisme, de coloration premonitrice, etc., sur lesquels Darwin et Wallace ont tant insisté.

La Zoologie et la Botanique montrent à chaque pas des exemples de cet important phénomène. La Paléontologie permet d'en saisir sur le vif le fonctionnement et, dans beaucoup de cas, montre comment se sont produites les transformations graduelles.

L'exemple le plus célèbre est celui qui est tiré de l'étude des formes fossiles que l'on considère comme représentant la série des ancêtres des chevaux. On sait que chez ces animaux le cubitus et le radius sont rudimentaires, que chaque membre ne présente qu'un seul doigt, aux côtés duquel sont deux petits stylets qui représentent, à l'état rudimentaire, les doigts 2 et 4 des autres mammifères. Ces doigts sont très allongés.

Or l'on a trouvé en Europe, et surtout en Amérique, depuis l'Éocène inférieur tout une série de types chez lesquels ces caractères d'adaptation sont de plus en plus marqués. Le premier de ces types, *Eohippus*, a un cubitus et un péroné bien distincts, quatre doigts et un rudiment au pied de devant, trois au pied de derrière. Cet animal de petite taille présente à un faible degré les caractères différentiels des chevaux ; mais chez tous les genres qui lui succèdent, les caractères en question apparaissent peu à peu, par une gradation très ménagée (Marsh, Huxley) (1).

L'adaptation au vol des membres antérieurs des oiseaux se fait par un processus d'évolution dont nous connaissons plusieurs termes. Chez les Oiseaux ordinaires, les doigts du membre antérieur sont réduits de telle sorte que l'un des doigts n'est plus qu'un faible moignon ; le reste de la main est réduit à trois métacarpiens soudés et portant une ou deux phalanges. L'extrémité de l'aile ne peut exécuter que des mouvements de flexion de faible amplitude. Or l'oiseau le plus ancien que l'on connaisse, *Archæopteryx*, du Jurassique supérieur, présente un degré bien plus faible de regression : trois doigts sont bien représentés et isolés ; le doigt du milieu a trois phalanges, les autres deux, et les doigts sont terminés par des griffes, de sorte que la main était apte à la préhension. Les embryons d'Autruche ont des caractères intermédiaires entre ces deux extrêmes. D'autres particularités en relation avec la faculté du vol se manifestent en même temps dans d'autres organes et à un degré moindre dans *Archæopteryx*, relativement voisin des Reptiles, que dans les Oiseaux actuels. Nous verrons dans le cours de cet ouvrage un assez grand nombre de cas du même genre.

Les organes les plus aptes à subir des modifications sont naturellement ceux qui servent directement aux relations de l'animal avec le monde extérieur : tels sont surtout les membres qui peuvent servir à la préhension, à la marche, au vol, au saut, à la natation, et les dents qui doivent être en rapport avec le régime de l'animal.

Mais dans beaucoup de cas la forme tout entière de l'animal peut être modifiée par des causes du même genre et la Paléontologie nous permet encore parfois de retrouver la marche graduelle de cette évolution.

Corrélation. — La plupart du temps, l'adaptation d'un type à un genre de vie déterminé n'a pas pour conséquence la modification d'un seul organe ; par exemple, la transformation d'un vertébré terrestre en un type aérien suppose des modifications

(1) Marsh, *Lecture on the introduction and succession of Vertebrate life in America*. (*Nature*, vol. XVI, p. 471.)

simultanées dans diverses parties du squelette dans la musculature des membres, et aussi dans les autres parties de l'organisme. Ainsi chez les Oiseaux adultes les membres antérieurs et postérieurs subissent des modifications que nous avons déjà signalées, mais de plus les trois os du bassin sont intimement soudés, les vertèbres caudales se soudent en un os unique (coccyx). Chez l'Archéoptéryx, au contraire, les os du bassin sont séparés; la queue est formée de 21 vertèbres; la transition se fait par les jeunes oiseaux où les os du bassin sont très faiblement unis, et où les vertèbres de la queue sont nettement distinctes, surtout chez l'Autruche.

C'est là un exemple net de variations en *corrélation*. Le principe de la corrélation avait été énoncé par Cuvier et appliqué par lui avec un succès resté célèbre. Pour Cuvier « les parties d'un être vivant sont tellement liées entre elles qu'aucune d'elles ne peut changer sans que les autres changent aussi. On peut par suite, étant donnée la forme d'un organe d'un animal, déduire la forme de tous les autres. C'est là une conséquence d'un autre principe, celui des *conditions d'existence*, d'après lequel un animal étant créé spécialement pour vivre dans des conditions déterminées, doit avoir tous ses organes disposés en vue de ce but.

Cuvier, partisan convaincu de la création et de la fixité des espèces, ne cherchait pas à pénétrer la cause du principe qu'il émettait et se bornait à le mettre en évidence par des exemples. Il montrait, par exemple, que chez les Mammifères carnassiers, les dents sont coupantes et la mâchoire articulée de manière à ne pouvoir exercer que des mouvements de haut en bas et de bas en haut; chez les herbivores, au contraire les dents sont à collines, disposées pour broyer, et l'articulation du condyle de la mâchoire est allongée de manière à favoriser le mouvement de latéralité. Ces caractères et d'autres encore sont toujours associés dans un même individu.

Nous verrons tout à l'heure ce qu'il faut penser de la généralité de cette loi.

Il s'agit ici, bien entendu, d'organes différents adaptés chacun pour sa part à l'accomplissement d'une même fonction.

Mais il arrive aussi fréquemment que des variations se montrent en corrélation sans que la condition précédente soit réalisée. Considérons par exemple la série des fossiles dont le cheval est le dernier terme.

L'étude de la dentition montre une série de différenciation progressive depuis les molaires à tubercules omnivores de l'*Eohippus*, jusqu'aux molaires à lamelles d'herbivores du Cheval actuel. Il y a corrélation entre ces variations et celles du squelette des membres, et l'on peut en voir une preuve nouvelle en s'adressant à d'autres animaux. Chez les Ruminants Artiodactyles existe une série de fossiles tout à fait analogue, chez lesquels

le nombre des doigts passe de quatre à deux par régression graduelle des deux doigts latéraux; or les molaires sont le siège de modifications tout à fait analogues à celles du cheval. Il y a donc une corrélation entre l'adaptation des membres des Ongulés à la course, et la spécialisation de leurs dents au régime herbivore.

Dans les deux cas que nous venons de distinguer, chacun des caractères séparément, marquant un perfectionnement pour l'espèce, tombe sous le coup de la sélection naturelle: mais d'autres cas de corrélation, parfaitement constatés, sont plus difficilement explicables. Certains caractères en apparence inutiles à l'espèce présentent parfois une variabilité assez étendue; ce sont eux que dans l'école darwiniste on appelle *caractères morphologiques*. Or il est constaté qu'ils sont en corrélation avec des caractères d'utilité reconnue pour l'espèce, varient en même temps qu'eux et tombent par suite sous le coup de la sélection naturelle. Tels sont par exemple les caractères sexuels secondaires, tels que la barbe de l'homme, la longueur des cheveux de la femme, etc.

Organes rudimentaires. — Tel que l'entendait Cuvier, le principe de la corrélation des formes était en contradiction avec un grand nombre de faits qui trouvent seulement leur explication dans la théorie de la sélection. Si l'animal possède tout ce qu'il lui faut et rien que ce qu'il lui faut pour exister dans les conditions où il se trouve, on ne conçoit pas qu'il puisse présenter des organes dont il ne fait manifestement aucun usage et qu'on rencontre mieux développés et à l'état fonctionnel dans des groupes voisins. Ainsi il existe parfois chez l'homme certains muscles qui manquent souvent, mais se trouvent bien développés chez le Singe. Ces organes *rudimentaires* sont innombrables dans le règne animal et le règne végétal. La Paléontologie permet souvent de reconnaître quelle est leur signification. Les deux stylets qu'on retrouve de part et d'autre de la patte du Cheval correspondent aux deux doigts, pourvus de toutes leurs parties, des Équidés tertiaires. Le Perroquet possède à l'état embryonnaire des dents dans des alvéoles qui ne viennent jamais au jour. Or les trois oiseaux des temps secondaires connus jusqu'ici, *Archæopteryx, Ichthyornis, Hesperornis,* avaient des dents coniques, aiguës, semblables à celles des Reptiles. On connaît encore les exemples tirés des pattes rudimentaires, cachées sous la peau, de certains serpents, et l'existence d'un bassin très réduit chez certains Cétacés, qui sont d'ailleurs, comme les autres, dépourvus de membres postérieurs.

Un cas curieux, récemment mis en lumière, est celui de l'œil pinéal des Reptiles. Il existe chez certains Lacertiliens, au sommet de la tête et sur la ligne médiane, un organe qui a, dans les cas de la plus haute différenciation, la structure d'un œil, avec sa rétine, son cristallin, son nerf optique qui passe par une perforation de l'os pariétal. Mais cet organe est caché sous une écaille opaque, et dans aucun cas ne peut servir à la vision. Il est d'ailleurs en général notablement plus réduit. Or bon nombre de Reptiles primaires et secondaires, surtout ceux des groupes inférieurs, présentent un

foramen pariétal situé exactement comme celui des Lézards, mais beaucoup plus largement ouvert. Il est donc presque évident qu'à cette époque l'œil pinéal a dû fonctionner, et sa présence est tout à fait inexplicable chez les types actuels où il n'est pas disposé de manière à servir à la vision, si l'on n'admet que les formes actuelles descendent des types anciens où cet organe avait une utilité réelle : il est curieux d'ailleurs de constater que l'animal où l'œil pinéal est le moins réduit, le genre *Hatteria*, appartient au groupe le plus anciennement apparu de toute la classe des Reptiles (*Rhynchocéphales*).

L'existence des organes rudimentaires est, en somme, l'un des plus sûrs arguments en faveur de la théorie de l'Evolution.

Parallélisme et Convergence. — L'étude attentive des variations des organes, chez les formes vivantes ou fossiles, a permis de mettre en lumière un autre phénomène important qui vient restreindre singulièrement l'importance du principe de Cuvier sur la corrélation des formes. On a observé que dans des groupes tantôt voisins, tantôt très différents, la série des modifications se produisait dans le même sens, et suivant une direction parallèle. Bien plus, dans certains cas, si l'on examine dans des couches successives des formes originairement dissemblables, on trouve qu'elles évoluent de manière à atténuer leurs caractères différentiels, si bien que les formes dérivées de chaque série sont bien plus voisines que les formes primitives. Ce sont des phénomènes de *convergence*.

Lorsqu'il s'agit de formes très voisines, il est naturel de voir des circonstances semblables produire les mêmes modifications. La sélection naturelle ou l'influence directe du milieu suffisent à l'expliquer. Ainsi, dans les bassins très étendus, les Paludines lisses et à tour renflé ont, à plusieurs époques et dans des points différents, évolué en donnant les formes carénées et tuberculées.

Souvent un processus analogue modifie dans une même direction des animaux très distincts. Par exemple, l'un des Reptiles volants du Crétacé supérieur, *Pteranodon* est dépourvu de dents et possède un bec aigu qui probablement était recouvert de corne. Si Cuvier eût été mis en présence de ce crâne, il n'eût pas manqué de le prendre pour celui d'un Oiseau ; il eût au contraire déterminé Reptiles les deux Oiseaux pourvus de dents du même terrain. La disparition des dents et la présence du bec sont donc des caractères qui ont affecté de la même manière des types très différents, les Ptérosauriens et les Oiseaux, adaptés tous deux au même genre de vie.

Chez les Batraciens primitifs du groupe des Stégocéphales, se rencontre pour la première fois la tendance du type quadrupède à allonger son corps, à multiplier le nombre de ses vertèbres, à réduire ou à perdre ses membres, à prendre, en un mot, l'aspect des Serpents (*Dolichosoma*). Mais des *types serpentiformes* apparaissent dans des groupes bien différents. Parmi les animaux actuels, de véritables Batraciens (Cécilies), des animaux qui ont tout à fait les caractères anatomiques des Lacertiliens (Amphisbènes), prennent aussi la même apparence vermiforme. Il existait à l'époque crétacée des Lacertiliens nageurs gigantesques, pourvus de plus de cent trente vertèbres, avec des membres très petits, qui marquent une ten-

dance dans la même direction. Les Ophidiens forment aussi un rameau des Lacertiliens, mais la modification a atteint les organes externes.

Un exemple souvent cité est l'analogie profonde des membres transformés en palettes natatoires presque semblables chez les Reptiles tels que les Ichthyosaures et les Plésiosaures, et chez des Mammifères tels que les Cétacés.

Les Invertébrés nous fournissent de nombreux exemples de convergence. Chez les *Ammonites*, par exemple, il y a souvent dans la coquille une différence considérable au point de vue de la forme et des ornements, entre les premiers tours de la spire et ceux qui apparaissent quand l'animal a atteint une assez grande taille. Or très fréquemment les caractères différentiels des espèces, des genres et même des familles, s'effacent quand l'animal grandit, à tel point que l'on ne peut plus dire parfois, pour les Ammonites du Crétacé par exemple, à quel groupe appartient l'animal sans casser la coquille pour examiner les tours internes. Nous verrons quelle est la portée de ce fait pour l'établissement de l'arbre généalogique des Ammonites.

Chez les *Gastéropodes* la forme de la coquille reproduit généralement, dans son ensemble, la forme extérieure du corps. Mais il faudrait se garder de conclure des variations de forme de la coquille aux variations des organes internes. Une classification fondée sur la coquille réunirait les types les plus hétérogènes. Or les variations de la coquille ne se produisent que dans un très petit nombre de directions, et les modifications apparaissent suivant les mêmes lois, dans les groupes les plus éloignés au point de vue anatomique. La coquille normalement spiralée ou turbinée pourra s'évaser de manière à devenir simplement conique, en passant par la forme d'un capuchon ; ou bien elle se déroulera en un tube redressé, ou encore les derniers tours recouvriront complètement les précédents comme chez les Cyprées. Enfin la coquille passant sous le manteau pourra entrer en regression et disparaître plus ou moins complètement. Ces mêmes phénomènes se rencontrent dans tous les types de Gastéropodes : Prosobranches, Opisthobranches, Pulmonés, Hétéropodes.

On peut comparer ces processus d'évolution a ceux qui, chez les *Céphalopodes* se sont manifestés à des époques notablement différentes, dans les deux groupes bien distincts des Tétrabranchiaux et des Dibranchiaux. Des formes plus ou moins complètement déroulées, et exactement parallèles, ont apparu chez les Tétrabranchiaux dès le Silurien, et chez les Ammonitidés vers le Crétacé. C'est ainsi que les *Baculites* du Maestrichtien reproduisent exactement les *Lituites* du Silurien. Il semble qu'une même loi de déformation du type normal ait présidé à l'évolution de ces formes et ait annoncé leur prochaine décadence.

Les Oursins irréguliers sont les uns pourvus, les autres dépourvus de mâchoires. Il n'existe aucune transition entre les deux types au point de vue de ces organes importants. Mais sous le rapport de la forme extérieure, des modifications graduelles se sont produites dans les deux groupes, à tel point qu'on a longtemps confondu des groupes de Gnathostomes et d'Atélostomes.

Les *Polypiers* perforés et les imperforés, entre lesquels il n'existe pas non plus de transition, ont aussi un certain nombre de formes simples ou coloniales, qui se répètent dans les deux groupes avec un parallélisme quelquefois si complet que l'on a pu se demander si la coupure doit être faite ainsi entre les perforés et les imperforés, ou bien si l'on doit dire qu'à chaque groupe d'imperforés correspondrait un groupe de perforés qui en dériverait peut-être par régression.

La même remarque peut s'appliquer aux *Foraminifères* perforés et imperforés, qui souvent reproduisent exactement les mêmes formes extérieures.

On voit par ce qui précède que lorsqu'on cherche à établir les affinités réelles des divers groupes, c'est-à-dire leur arbre

généalogique, il faut tenir le plus grand compte de ces phénomènes de convergence et de parallélisme, et se souvenir que les mêmes causes ont pu produire les mêmes modifications chez des êtres qui n'ont d'ailleurs aucune parenté immédiate les uns avec les autres.

Types aberrants et types synthétiques. — Une seconde exception importante au principe de la corrélation est tirée du fait que les séries diverses établies en tenant compte isolément de la variation d'un appareil déterminé, ne viennent souvent pas se fusionner en une série unique, comme le voudrait le principe de la corrélation. Ce fait nous conduit à une notion nouvelle d'une grande importance.

Nous dirons qu'un animal d'un certain groupe est *aberrant* par l'un de ses organes lorsque cet organe ne peut entrer par sa structure dans aucune des séries morphologiques constituées pour les organes homologues dans le groupe en question. Il est bon de restreindre comme nous le faisons, cette dénomination dont on abuse un peu ; l'évolution d'un organe peut se faire dans diverses directions, et il faut éviter de considérer comme aberrante une série qui pour être moins étendue qu'une autre, pourra être tout aussi normale.

En nous en tenant à des formes bien représentées à l'état fossile, nous citerons parmi les Crinoïdes les genres *Barrandeocrinus*, *Eucalyptocrinus* ; parmi les Oursins, les Dysastéridés ; parmi les Mollusques, les Térédinés, les Rudistes, les Trigonies, les Anomies. Les Arthropodes fourniront les Limules ; les Poissons, des types nombreux comme les Coffres, le genre *Amphysilene*, etc. ; dans les Reptiles nous trouvons *Triceratops;* dans les Mammifères, *Dinocéras* et bien d'autres encore. L'Anatomie comparée montre de nombreux cas d'animaux qui par presque tous leurs caractères viennent se ranger naturellement dans une série déterminée, mais qui présentent un ou plusieurs de leurs organes bien différents de ceux des formes les plus voisines.

Parmi ces types aberrants, les plus intéressants sont ceux qui présentent associés les caractères de plusieurs groupes distincts, sans pour cela prendre une place exactement intermédiaire entre ces deux groupes. Les Échinodermes fossiles montrent des cas fort instructifs. La classe exclusivement paléozoïque des Cystidés est un groupe polymorphe qui présente des cas de transition plus ou moins nets avec les Astéries, les Échinides, les Crinoïdes et les Blastoïdes. Ces quatre classes au contraire sont très bien délimitées entre elles et il est presque impossible de soutenir

qu'elles dérivent l'une de l'autre. Or, il existe un type curieux, *Tiarechinus*, qui présente à la fois des caractères de Blastoïde et d'Échinide. Ce type, complètement isolé, est limité au Trias, c'est-à-dire qu'il apparaît longtemps après que les Blastoïdes sont éteints et que le type des Échinides a accompli une importante évolution. C'est un type synthétique des plus curieux.

L'existence de telles formes, qui ne peuvent rentrer dans aucune des séries naturelles, vient fréquemment compliquer les rapports que nous supposons avoir existé entre les êtres dans la suite des temps, et explique souvent les divergences qui se sont manifestées entre les vues des divers auteurs. Elle met en évidence un principe qui, au premier abord, semble même diamétralement opposé au principe de corrélation ou d'évolution simultanée des organes. Elle prouve en effet qu'il existe, à un certain degré, une *indépendance relative dans l'évolution des organes;* en d'autres termes un système dans un tel type sera manifestement en retard ou en avance sur le stade d'évolution qu'il aura acquis dans l'ensemble du groupe dont le type en question fait partie, ou bien encore l'organe dont il s'agit présentera des caractères tout à fait isolés.

Une remarque simple permettra de ramener ces phénomènes, dans beaucoup de cas, à des principes déjà connus et démontrés. Fréquemment les formes aberrantes constituent des termes de transition entre deux groupes bien délimités, et définis par tout un ensemble de caractères. C'est le cas pour les Prosobranches Monotocardes et Diotocardes, qui sont définis par des différences importantes à la fois dans le système nerveux, la branchie, le rein, le cœur, les organes sensoriels palléaux, etc. Il existe au moins cinq ou six formes qui sont intermédiaires entre les deux groupes par un ou plusieurs de ces organes : or, dans ces formes de passage, l'un au moins des organes qui ne porte pas ces caractères de transition est aberrant à la fois par rapport aux deux groupes.

Un autre exemple peut être tiré de types connus seulement à l'état fossile. Il n'existe pas dans le monde actuel de terme de transition entre les Arachnides et les Crustacés. A l'époque paléozoïque vivaient les Gigantostracés, dont les Limules sont aujourd'hui les derniers représentants, fortement modifiés. Ces animaux par bien des caractères sont intermédiaires entre les Crustacés et les Scorpionides, mais ils diffèrent à la fois des uns et des autres. Entre les Gastéropodes et les Acéphales, on ne connaît pas de type de transition, soit éteint, soit actuel : le seul type qui présente des caractères indifférents est le Dentale,

d'ailleurs fort ancien, qui est tellement aberrant qu'il a fallu créer pour lui une classe spéciale.

Citons encore les trois types de la famille des Gnétacées, intermédiaire entre les Gymnospermes et les Angiospermes. Le genre *Welwitchia*, en particulier, avec ses deux feuilles uniques et démesurées est l'un des types les plus bizarres du règne végétal.

En se plaçant au point de vue darwiniste, ces faits, s'ils sont suffisamment généraux pour mériter d'être pris en considération, peuvent trouver une explication facile. On sait que les types intermédiaires disparaissent en général rapidement lorsque l'évolution détermine une supériorité marquée des types nouveaux sur ceux dont ils dérivent. Ces derniers pourront cependant subsister s'ils sont assez notablement différents des nouvelles formes pour que la concurrence vitale ne leur soit pas trop défavorable, c'est-à-dire si l'évolution se produit assez rapidement pour que les formes nouvelles deviennent bientôt très distinctes. Quant aux formes intermédiaires, prises pour ainsi dire entre deux feux, elles devront pour se maintenir subir une évolution spéciale, dans un sens qui leur est propre, et cela ne se produira que si des variations apparaissent dans un organe qui n'aura pas été déjà frappé par l'évolution du type principal. Ainsi mises pour ainsi dire à l'abri, elles pourront persister pendant de longues périodes sans modifications importantes ; c'est le cas de tous les types que nous venons de citer. Ces modifications naîtront d'autant plus facilement que, comme nous l'avons vu, l'évolution semble fortement accélérée dans les périodes où de nouveaux types sont en train de se constituer

§ 4. — Tendance générale de l'Évolution.

Hypothèse de la force vitale des divers groupes. — On a cherché de bonne heure à aller plus loin encore dans cette synthèse philosophique des phénomènes de l'évolution. On a considéré le *mécanisme* de l'Evolution comme suffisamment connu pour qu'on puisse se proposer d'en déterminer le sens général.

L'une des hypothèses les plus intéressantes qui ait été proposée consiste à envisager les groupes divers, tels que l'espèce, le genre, la famille, comme ayant une individualité propre, et comme présentant les mêmes phénomènes de vitalité que les individus isolés. Un groupe déterminé, dans cette théorie, devrait donc nécessairement naître, croître, passer par un summum, décroître et mourir ensuite, après s'être dans certains cas repro-

duit en quelque sorte, en donnant naissance à d'autres groupes de même valeur et un peu différents, qui pourront perpétuer la forme en la modifiant un peu. Cette hypothèse ingénieuse expliquerait pourquoi, sans aucune raison apparente, des groupes sont particulièrement florissants et disparaissent ensuite sans retour après avoir présenté des caractères que l'on a comparés à la dégénérescence sénile. Il y aurait donc une *force vitale* pour les espèces et les groupes plus élevés comme pour les individus, et la vie d'une forme ne serait pas plus illimitée que ne l'est celle de l'individu lui-même.

A cette hypothèse on peut faire de graves objections. Les caractères que l'on compare ne sont pas de même ordre. Au lieu de s'adresser à des animaux élevés, qui se reproduisent par œufs, il serait bien plus rationnel de prendre les termes de comparaison, par exemple dans ceux des Zoophytes ou les Protozoaires où la multiplication se fait par la division en deux de l'individu : c'est aussi en effet par une sorte de scission que les espèces se multiplient. Rien n'est plus obscur que la notion de vieillesse chez de tels animaux où la mort semble n'arriver que par suite d'accident (Weismann, Neumayr).

Or, il existe de même des groupes qui semblent doués d'une longévité indéfinie : depuis les temps les plus anciens, ils se sont perpétués en subissant de très faibles variations. Les Brachiopodes, par exemple, ont une constance telle que des genres apparus dès le Cambrien existent encore aujourd'hui. Les différences entre l'être le plus anciennement connu, *Lingulella*, et une Lingule actuelle, sont tout à fait insignifiantes, et les Lingules proprement dites, avec les Discines, ont vécu presque sans modification depuis le Cambrien. Il en est de même des Brachiopodes articulés, tels que les Térébratules et les Rhynchonelles. Il n'existe en somme aucun Brachiopode, à l'époque actuelle, qui n'ait eu des représentants presque identiques dès les premières périodes paléozoïques.

Les exemples de ces formes immuables qui ont persisté depuis le Cambrien infirment donc la valeur de la loi en question En réalité, une forme quelconque pourra bien parfois porter en elle une cause de faiblesse ; elle pourra être condamnée à disparaître tôt ou tard, vaincue dans la lutte pour la vie ; mais cette fatalité semble tenir dans chaque cas particulier à des causes spéciales qu'il sera souvent possible de découvrir, et non à une loi inéluctable, à une fatalité aussi grande que celle qui pèse sur tous les individus à partir d'un niveau organique suffisamment élevé.

Enfin nous ajouterons qu'en ce qui concerne l'espèce, le pro-

blème semble de peu d'intérêt : si une forme se transforme rapidement, est-on en droit de dire qu'elle meurt ? Le mouvement n'est-il pas au contraire la condition même de la vie ?

Loi du perfectionnement. — Une notion plus exacte est fournie par l'examen simultané de l'ordre d'apparition et du degré d'élévation organique des principaux types dans les deux règnes. De cet examen résulte, au premier coup d'œil, un fait qui a frappé de tout temps les naturalistes : les êtres vivants sont allés en se perfectionnant de plus en plus depuis les premières périodes où nous les avons trouvés à l'état fossile.

Cette loi générale s'applique tout d'abord si l'on considère l'ordre d'apparition des grands groupes du règne animal. Dans le Cambrien, on connaît des Éponges, des Cystidés, des Brachiopodes, des Vers (?), des Gastéropodes, des Crustacés. Dans l'Ordovicien apparaissent les Crinoïdes, dans le Bohémien les Arachnides, les Insectes, les Poissons; les Batraciens, encore peu élevés, se montrent dans le Dévonien, et les Reptiles, représentés encore par les formes les plus inférieures du groupe, dans le Carbonifère. Il faut arriver jusqu'au Trias pour trouver les premiers Mammifères et jusqu'au Jurassique supérieur pour rencontrer les Oiseaux.

Les premiers Mammifères sont tous des Marsupiaux, et c'est à l'époque de l'Eocène qu'apparaissent les premiers Placentaires. Si nous considérons un groupe plus restreint, par exemple celui des Céphalopodes, nous voyons de même les Tétrabranchiaux précéder les Dibranchiaux : la succession des Gastéropodes et des Acéphales montre, comme nous le verrons en détail, un phénomène analogue.

Des exceptions remarquables ont été signalées à cette règle d'ailleurs très générale. Ce sont précisément celles qui, comme nous venons de le voir, empêchent l'assimilation des groupes aux individus. Une foule de formes anciennes se sont maintenues sans modification, de telle sorte que, si l'on s'en tient aux caractères de familles ou de grands genres, les périodes anciennes sont pauvres en types spéciaux. Les types anciens ont bien pu donner de nombreuses branches progressives; mais toute une série de leurs descendants ont persisté sans évolution importante. Il n'y a donc encore là rien d'absolument fatal, et le perfectionnement graduel d'une forme d'un groupe n'implique nullement la disparition de la forme inférieure.

Une autre objection contre la généralité de cette loi est tirée des cas de régression évidente qui sont trop connus pour qu'il soit nécessaire de les citer en détail. La plupart des parasites

sont en régression marquée, à l'état adulte, sur un stade déterminé de leur développement embryogénique : il en est de même de beaucoup d'animaux fixés, comme les Ascidies. La régression n'est d'ailleurs en général que la conséquence d'une adaptation à un genre de vie spécial.

L'objection paléontologique contre l'hypothèse du perfectionnement, tirée de l'apparition simultanée de formes inégalement élevées dans les époques très anciennes, ne nous paraît guère concluante, à cause de l'insuffisance des documents en ce qui concerne la période silurienne. En somme, en s'en tenant aux grandes lignes, la Paléontologie met en lumière, d'une part cette loi générale que les formes les plus différenciées ont presque toujours apparu après les autres, et d'autre part le fait que certains types ont persisté sans modification importante, et que par suite le perfectionnement n'implique pas forcément la disparition des formes anciennes, inférieures en organisation. Quelques formes restent donc stationnaires, mais la plupart évoluent dans un sens progressif.

Pour expliquer cette tendance générale au perfectionnement qui se manifeste ainsi dans tous les groupes et à propos de tous les organes, on a cru parfois devoir faire appel à une force spéciale, à une propriété innée de l'être vivant et l'on a imaginé une *force vitale phylétique*, dont l'effet serait précisément la progression graduelle et fatale des organismes descendus les uns des autres. L'utilité de cette conception serait de suppléer aux difficultés que laisse subsister la doctrine de la sélection pour l'explication de ces phénomènes de progrès corrélatifs des organes, de ces modifications parallèles et comme forcées dans des groupes distincts, de ces règles en somme peu nombreuses et constantes de perfectionnement.

Résumer un phénomène par un mot, ce n'est pas l'expliquer, et l'inconvénient de cette notion nouvelle, c'est qu'elle énonce brièvement un fait connu et ne l'explique pas. De plus l'existence de cette force n'est pas constante puisque d'une part nous connaissons des groupes chez lesquels ne s'est montrée aucune tendance au perfectionnement, et que, dans d'autres cas, le perfectionnement ne s'est manifesté que dans une partie des individus qui ont évolué, tandis que les autres ont persisté pendant de longues périodes sans modifications appréciables.

A l'heure actuelle, nous sommes obligés bien souvent, dans l'étude de ces problèmes qui se rattachent à l'évolution, de nous borner à rechercher, par des rapprochements synthétiques, l'énoncé des phénomènes, réservant les explications pour l'é-

poque où des faits plus probants viendront éclaircir ce qui reste d'obscur dans ces questions difficiles.

CHAPITRE III

LA PHYLOGÉNIE

§ 1. — La classification naturelle et la phylogénie.

Définition. — Depuis que la notion de l'évolution des espèces n'est plus une simple vue de l'esprit et repose sur des données scientifiques sérieuses, la recherche de l'arbre généalogique des êtres vivants ou des formes fossiles a pris une importance considérable, et il n'est guère de travail systématique, en Zoologie ou en Paléontologie, qui n'ait pour conclusion un essai plus ou moins étendu dans cette direction. Darwin s'était contenté d'établir solidement les principes de la doctrine transformiste et avait laissé à ses successeurs le soin d'en tirer les conséquences. Il a montré que les espèces dérivent les unes des autres, et que par suite il existe entre tous les êtres vivants ou éteints de véritables relations de parenté plus ou moins éloignée. La *phylogénie* est la détermination de ces liens de parenté : c'est la recherche de la descendance non seulement des espèces voisines, mais aussi des groupes plus étendus, et en définitive, de toutes les formes du règne animal et du règne végétal.

Principes des classifications. — Le problème de la phylogénie n'est qu'une transformation, due aux idées nouvelles, du problème des classifications naturelles qui s'est posé dès qu'on a fait des êtres vivants une étude approfondie. Buffon était hostile à toute idée de classification, tandis que Linné, qui a fondé le premier une classification sérieuse, considérait la méthode taxonomique simplement comme un procédé commode pour abréger l'exposé des caractères et pour faciliter les recherches. Néanmoins, à la fin de sa vie, il a indiqué la voie à suivre pour arriver à un principe plus rationnel. Ce fut de Jussieu qui posa le premier d'une manière magistrale les principes d'une classification naturelle. Il se préoccupa de présenter d'une façon aussi fidèle que possible le tableau des relations existant réellement entre tous les types du règne végétal. Pour réaliser cet idéal de la classification naturelle, il fallait cesser de faire appel à un seul caractère, si commode, si facile à observer qu'il soit, mais tenir compte, dans la mesure du possible, de l'ensemble de l'organi-

sation. Les classifications où les divisions sont fondées chacune sur un seul caractère peuvent avoir une certaine utilité pour faciliter les déterminations rapides; ce sont des *systèmes*. On doit réserver le nom de *méthode* à la classification naturelle; cette classification ne pourrait être établie rigoureusement que si tous les êtres vivants et fossiles étaient complètement connus, mais on peut chercher à l'atteindre par des approximations successives.

La doctrine transformiste est venue éclaircir d'une manière soudaine le problème des classifications, elle supprime ce qu'il y a de métaphysique et d'obscur dans la notion de classification naturelle. Le principe de la descendance une fois établi, les affinités s'expliquent d'elles-mêmes par les rapports de parenté, et la classification naturelle n'est autre chose que la *phylogénie*.

On conçoit sans peine l'intérêt qui s'attache à la découverte de l'arbre généalogique des êtres qui existent ou ont existé aux époques antérieures. L'un des maîtres plus illustres de l'École transformiste, Hœckel, a conquis une grande célébrité par ses essais dans cet ordre d'idées, et ses ouvrages principaux, l'*Anthropogénie* et la *Création naturelle* ont suscité des polémiques dont le souvenir n'est pas encore effacé.

La Paléontologie est au premier rang parmi les sciences naturelles qui ont fait progresser nos connaissances phylogénétiques. A chaque page nous aurons à indiquer à quel point l'on est arrivé actuellement dans l'enchaînement des formes aujourd'hui éteintes, soit entre elles, soit avec les formes vivantes. Nous devons donc donner dès maintenant un aperçu des procédés employés pour la détermination des relations de parenté entre les êtres. Ces procédés peuvent être rattachés à trois methodes générales, dont deux s'appliquent indifféremment aux types vivants ou éteints, tandis que la troisième, fondée uniquement sur les relations de la Paléontologie et de la Stratigraphie, n'est par suite applicable qu'aux formes fossiles.

§ 2. — Méthode de l'anatomie comparée.

Évolution des organes. — S'il existe réellement une filiation entre les êtres qui existent aujourd'hui ou ont existé autrefois, si, comme le veut l'hypothèse fondamentale de la doctrine transformiste, il y a continuité entre toutes les formes en tenant compte de celles qui ont disparu, cette continuité doit se retrouver dans la disposition et la structure de tous les organes chez les divers types d'une même série. Par suite, les variations

graduelles d'un même appareil dans des formes suffisamment voisines sont en relation directe avec la filiation des animaux ou des plantes du groupe en question. Pour l'appréciation de cette évolution des organes, on a souvent à faire appel au principe de l'*unité du plan de composition*. La théorie célèbre de Geoffroy Saint-Hilaire, dépouillée de ses exagérations, appliquée et contrôlée avec soin dans l'intérieur des groupes assez restreints, devient ainsi le point de départ d'une méthode féconde en résultats importants.

On conçoit dès lors que l'Anatomie comparée fournisse une base solide pour l'édification des systèmes phylogéniques. Il semble même au premier abord que le problème se réduise à l'examen d'un appareil suffisamment caractéristique et variable, et que l'on puisse conclure de l'enchaînement des formes d'un tel appareil à la filiation des types eux-mêmes. S'il en était ainsi, rien ne serait plus facile que de convertir un système artificiel en une classification naturelle et par suite phylogénétique. C'est ce que font encore fréquemment un grand nombre de naturalistes, qui attribuent aux organes ou appareils qu'ils ont étudiés une importance prépondérante et parfois exclusive pour l'établissement des arbres généalogiques. Par malheur, les essais tentés dans cette voie sont souvent loin d'être concordants, et l'on n'est pas toujours en droit d'expliquer ces divergences par l'insuffisance des matériaux ou par des défauts d'interprétation.

Il faut en effet faire appel à des phénomènes que nous avons déjà signalés et qui viennent souvent compliquer les lois de l'évolution organique. Nous savons que les organes peuvent subir des modifications parallèles dans des groupes parfois très éloignés, et à plus forte raison dans des séries voisines, mais indépendantes, ce qui peut même donner lieu à des phénomènes de convergence. Dans ce cas, si l'on prenait comme base d'appréciation l'un des appareils en question, l'on risquerait de confondre dans une même série des formes tout à fait distinctes. Ainsi, en s'appuyant exclusivement sur la forme des membres chez les Quadrupèdes, on serait amené à rapprocher des Reptiles comme l'Ichthyosaure et le Plésiosaure de Mammifères comme les Cétacés et les Phoques, en raison de ce fait que leurs pattes sont transformées en palettes natatoires. Dans bien des cas, l'inexactitude du résultat est moins évidente que dans l'exemple que nous venons de citer.

Il sera donc souvent difficile de déterminer quel est l'appareil dont les divers aspects marquent bien toutes les étapes de l'évolution du groupe. On devra par suite porter son attention,

non pas sur un seul appareil, mais sur l'ensemble des principaux organes. On verra souvent alors un type rentrer dans un groupe déterminé par l'ensemble de ses caractères, mais s'en écarter toutefois par un seul qui est dit *aberrant*. Dans ce cas, la difficulté pourra parfois s'expliquer simplement ; en déterminant le sens général de l'évolution on pourra déduire l'histoire particulière d'un appareil déterminé qui présenterait des difficultés spéciales.

Cette méthode est applicable en Paléontologie, mais seulement au prix de grands efforts : les organes conservés à l'état fossile sont presque toujours en petit nombre, et l'on sait que l'on n'est pas toujours en droit de conclure de la forme extérieure à l'organisation interne. La question de l'état de la conservation joue un rôle capital, et même dans les circonstances les plus favorables, il a fallu une grande habileté pour étudier, par exemple, l'appareil brachial des Brachiopodes, l'appareil masticateur et les zones ambulacraires des Oursins, la voute des Crinoïdes. Les découvertes faites dans cette voie, en d'autres termes, l'application de la méthode de l'Anatomie comparée aux formes fossiles, a déterminé un progrès considérable dans la Phylogénie. Nous en verrons un exemple frappant dans les chapitres qui traiteront de la Paléontologie végétale. La connaissance des appareils reproducteurs, l'étude simultanée de la structure des tiges et des racines chez les Végétaux de l'époque carbonifère, ont permis de faire l'étude anatomique complète de ces plantes, et l'on a pu combler une lacune importante entre les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes, et retracer avec une certitude presque absolue la marche générale de l'évolution des formes végétales.

§ 3. — Méthode embryogénique.

Loi du parallélisme de l'Ontogénie et de la Phylogénie. — La seconde méthode fait appel à des recherches plus délicates encore, et sur lesquelles on est moins avancé. L'*Embryogénie* est une science récente, et dont le progrès doit suivre nécessairement la connaissance des formes adultes. Mais déjà, dans bien des cas, elle a permis d'élucider des questions que l'Anatomie comparée laisse pendantes, et les Paléontologistes mêmes, depuis quelques années, recherchent avec ardeur les résultats qu'elle fournit.

L'importance de l'Embryogénie réside tout entière dans l application d'une loi qui a été le point de départ de la plupart des recherches effectuées récemment sur le développement des

êtres. Entrevue par Kielmeyer et Geoffroy Saint-Hilaire, formulée par Serres à propos de l'homme, précisée et généralisée par Hœckel, cette loi, vérifiée et restreinte par les recherches ultérieures, est encore l'un des principes les plus féconds de la doctrine transformiste. Elle consiste en ce que, d'une manière générale, avant d'arriver à l'état adulte, les animaux passent dans le cours de leur développement par les divers stades qui ont été réalisés chez leurs ancêtres. En d'autres termes, suivant la formule célèbre due à Hœckel, « l'Ontogénie est la reproduction abrégée de la Phylogénie ». Si cette loi est rigoureusement vraie, il est clair qu'il n'est pas besoin d'un autre critérium pour reconstituer tout l'arbre généalogique de l'animal puisque les diverses « formes traversées constituent une galerie en miniature des portraits des ancêtres. »

A défaut d'une vérification directe, qui dans le cas présent est bien évidemment impossible, on peut considérer cette loi comme prouvee par de nombreux faits qui ne peuvent s'expliquer que par elle. Bien des animaux reproduisent dans le cours de leur developpement la série des formes inférieures du groupe. Tels sont, pour nous borner aux exemples classiques, les Batraciens Anoures, les Crustacés décapodes, les Comatules, etc. Les exemples de faits analogues sont innombrables ; nous n'en exposerons en détail qu'un petit nombre tirés du domaine de la Paléontologie.

L'Embryogénie des formes fossiles. — Les premiers résultats dans cet ordre d'idées sont dus à Wurtemberger qui en 1873 appliqua ces principes aux Ammonites.

En examinant les formes du groupe des *Perisphinctes*, on voit dans les types les plus anciens la coquille ornée de côtes deux ou trois fois ramifiées, chez des formes un peu plus récentes, les points de ramification se renflent en tubercules ; plus tard s'etablit une seconde rangee de tubercules internes en même temps que les côtes tendent à s'effacer Le rang interne de tubercules, puis le rang externe s'atténuent à leur tour et la coquille devient presque lisse Ce dernier stade est réalisé dans *Aspidoceras cyclotum*. Si l'on enlève les tours externes d'un exemplaire adulte de cette espece, de manière à mettre en evidence successivement les tours de plus en plus anciens, l'on voit que le même individu a présenté successivement tous les aspects précédents, et même sur les premiers tours on retrouve les côtes bifurquées qui ont disparu ulterieurement. L'Ammonite a donc traversé successivement tous les stades qui etaient realisés à l'état adulte dans les espèces qui avaient existé antérieurement.

De telles métamorphoses sont absolument générales dans le groupe des Ammonites. Les ornements se modifient constamment avec l'âge et toujours les stades plus jeunes sont identiques à des formes adultes d'epoque plus ancienne. Il est par suite indispensable actuellement, pour déterminer exactement à quel groupe appartient une Ammonite, de connaître tous les stades par lesquels elle a passé, car fréquemment il arrive que des formes notablement différentes dans le jeune âge perdent peu à peu leurs carac-

tères différentiels en vertu du phénomène de convergence qui, dans ce groupe, se manifeste avec une intensité toute particulière. Cette méthode embryogénique est maintenant d'un usage courant pour l'étude de cette classe, l'une des plus importantes pour les Paléontologistes; elle a permis de porter la clarté dans cette masse de documents accumulés par les études antérieures des auteurs anciens et récents, et la Phylogénie est maintenant le seul procédé de classification employé sur ce sujet.

On est même allé plus loin dans cet ordre d'idées, et, en examinant les stades les plus primitifs, on est arrivé à reconnaître dans bien des cas, comment une série déterminée d'Ammonites dérivait de formes plus anciennes et plus simples appelées *Goniatites*. Les cloisons successives qui délimitaient, à mesure que croissait la coquille, la loge habitée par l'animal, se relient à la coquille elle-même par des lignes de *suture* dont la figure est d'une grande importance. Or les sutures des premières cloisons chez les Ammonites sont extrêmement simples, et rappellent exactement celle des Goniatites de diverses familles. Les formes d'Ammonites les plus anciennes, découvertes récemment dans le Carbonifère supérieur, établissent justement, à l'état adulte, le passage entre les deux groupes.

Dans cette même classe des Mollusques, un essai du même genre a été tenté avec succès par Jackson à propos des Acéphales. Cet auteur a vu sur des espèces vivantes les formes jeunes des Huîtres et des Pecten, et a montré que ces formes étaient pourvues d'organes tels que le byssus, le muscle antérieur, etc., qui font défaut chez l'adulte, et dont la disparition est accompagnée de modifications considérables dans la forme générale du corps. Il a suivi les modifications dans divers types et montré que les stades temporaires étaient réalisés à l'état permanent chez des formes éteintes que l'on doit considérer comme les ancêtres des précédentes.

L'étude embryogénique des formes fossiles est encore à ses débuts et présente ordinairement des difficultés encore plus grandes que celles des formes vivantes. Il est impossible en effet d'assister directement au développement des embryons et il est rare que l'organisme porte la marque des formes qu'il a traversées dans l'état embryonnaire. On doit donc se contenter de comparer attentivement les unes aux autres les formes que l'on considère comme les phases successives du développement d'un même être. Malgré ces obstacles la voie est si féconde que les Paléontologistes ne craignent pas de s'y engager; nous verrons à propos des Vertébrés mêmes que bien des types décrits comme espèces spéciales sont considérés aujourd'hui comme des formes embryonnaires d'êtres que l'on a trouvés à l'état adulte dans les mêmes couches, et que cette découverte a fourni des conclusions précieuses pour les données phylogénétiques.

Cas de régression. — La loi du parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie permet donc souvent d'élucider des questions laissées indécises par les résultats de l'Anatomie comparée. Elle peut indiquer en effet dans quel sens se font des variations qui pourraient subir plusieurs interprétations : par exemple, l'on est souvent embarrassé, en comparant diverses formes inégalement élevées en organisation, pour décider si

leur filiation marque un progrès ou au contraire une régression; dans ces derniers cas, la forme en apparence la plus simple pourra porter des traces, à l'état embryonnaire, de la complication primitive; nous venons de le constater à propos de certaines Ammonites.

La même remarque s'applique aussi à l'évolution de chacun des systèmes organiques pris individuellement. Le développement embryogénique montre de nombreux cas d'organes qui se forment d'abord suivant les règles qui sont normales pour le groupe dont il s'agit, puis le développement s'arrête et l'organe entre en décroissance. Ainsi se constituent les *organes rudimentaires* dont nous avons dit un mot dans le chapitre précédent. L'existence de ces organes n'implique nullement un état d'infériorité pour l'animal lui-même, mais elle peut avoir pour résultat la spécialisation, l'adaptation à un genre de vie déterminé. Dans ce cas la régression peut s'expliquer simplement par l'action de la Sélection naturelle. Comme exemple frappant, nous pouvons citer le cas des Oiseaux. L'aile et le pied des Oiseaux sont en régression par rapport au type normal des membres des Vertébrés; divers os s'y rencontrent à l'état rudimentaire, les dents n'existent pas chez ces animaux à l'état adulte. Or, l'évolution phylogénétique montre nettement comment cette adaptation régressive s'est peu à peu constituée. L'Oiseau le plus ancien aujourd'hui connu, *Archæopteryx*, possède des membres bien plus voisins du type ancestral, et est pourvu de dents qui se rencontrent aussi chez les Oiseaux du Crétacé, déjà bien plus spécialisés qu'*Archæopteryx*. Si maintenant on met en regard les résultats fournis par le développement embryogénique, on constate que les membres des Autruches à l'état jeune ont des caractères qui rappellent ceux des formes anciennes; on voit que les très jeunes perroquets ont dans des alvéoles des dents qui ne se développent pas, et qui chez les autres Oiseaux semblent n'exister à aucune période. Dans le cas présent, le parallélisme de l'Ontogénie et de la Phylogénie reste frappant, et le mécanisme de la régression est saisi sur le vif.

Dès la découverte de la loi du parallélisme, il a semblé que la méthode définitive des classifications phylogéniques fut trouvée, et l'on a proposé de nombreux systèmes fondés exclusivement sur les caractères du développement, par exemple sur la position ou la nature du vitellus et des enveloppes de l'œuf. Si l'un de ces systèmes avait une base rigoureusement exacte en théorie, nous devrions laisser de côté l'inconvénient qu'il présenterait toujours d'être difficile ou impossible à appliquer en Paléonto-

logie, et chercher néanmoins à nous y conformer de notre mieux.

Mais il n'en est pas ainsi, et la portée de la loi de Serres et d'Hœckel est restreinte par d'autres phénomènes que nous avons maintenant à exposer.

Accélération embryogénique. — Très fréquemment deux formes très voisines, par exemple deux espèces du même genre, (ou plus ordinairement deux genres voisins), ont un mode de développement fort dissemblable. Il ne viendrait à l'idée de personne d'en conclure que la série des ancêtres de ces deux formes soit distincte, d'autant plus que les différences frappent le plus généralement les premiers stades. Il faut bien admettre que dans ces cas le développement normal, celui qui doit reproduire fidèlement l'évolution phylogénique, est modifié par l'intervention d'une force nouvelle, distincte de l'hérédité.

Il y a évidemment intérêt pour l'espèce, à ce que le développement embryogénique se fasse le plus rapidement possible, car, pendant les stades embryonnaires, le jeune individu est plus exposé qu'à l'état adulte. La loi de l'accélération embryogénique est donc une conséquence de la Sélection naturelle. Elle consiste en ce que, dans les formes les plus élevées de chaque groupe, le développement se fait de plus en plus rapidement; les stades correspondant à des formes ancestrales notablement différentes de la forme définitive pourront dans bien des cas être sautés. C'est ce qui arrive, en particulier, pour les premiers stades du développement. Dans des espèces même très voisines, ces stades présentent une telle diversité qu'on doit souvent renoncer à les utiliser pour la recherche des formes ancestrales éloignées. Des circonstances accessoires, comme la plus ou moins grande quantité de matériaux nutritifs accumulés, comme l'apparition de membranes protectrices, comme la constitution d'organes larvaires temporaires permettant une adaptation passagère au milieu où se passe cette période du développement, viennent altérer la succession normale des phases et masquer l'embryogénie normale.

En Paléontologie, l'accélération embryogénique a surtout été constatée chez les *Ammonites*, car les stades embryonnaires sont conservés de telle sorte que les tours successifs représentent les stades divers par où l'animal a passé. Les caractères d'une forme déterminée seront reproduits, dans le développement des descendants de cette forme, à des stades de plus en plus précoces, et pourront finir par ne plus jamais apparaître. Nous verrons quel parti Hyatt a tiré de ces faits pour la filiation des Ariétidés. Dans cette même classe des Ammonites, on voit la cloison de

la première loge formée, ressembler exactement à celle des Nautiles dans les formes inférieures; dans les formes plus élevées, cette première cloison présente une légère courbure qui, chez des ancêtres un peu plus rapprochés, n'apparaissait que dans la seconde cloison; enfin, plus haut encore, à cette première courbure, devenue plus accentuée, s'ajoute de chaque côté une échancrure latérale qui reproduit la troisième cloison des formes ancestrales (Branco).

L'Embryogénie des *Trilobites*, étudiée par Barrande, montre que l'accélération atteint dans cet ordre un degré très variable suivant les genres considérés. Le développement normal d'un Crustacé est aujourd'hui bien connu et se trouve réalisé dans les groupes les plus différents : l'animal s'accroît par l'apparition successive des segments nouveaux en avant du dernier segment. Or chez les Trilobites, les trois régions du corps : tête, thorax, pygidium, se différencient plus ou moins rapidement suivant les cas, et souvent se forment chacune tout d'une pièce. L'accélération est réalisée à des degrés très divers.

Accélération de régression. — On conçoit facilement que l'existence d'un pareil phénomène ne peut avoir pour résultat de simplifier l'étude des phénomènes déjà si complexes de la phylogénie. L'accélération embryogénique, lorsqu'elle porte sur des organes profondément modifiés, peut être poussée très loin, quand on s'adresse à des formes éloignées du type ancestral. Et si la forme considerée est elle-même une forme régressive, comme nous en avons vu des exemples, il peut arriver que l'animal le plus recemment apparu semble en apparence le plus primitif. Ajoutons cependant que, dans le plus grand nombre des cas, l'accéleration de la régression ne se produit que pour un organe ou un appareil déterminé; le reste de l'organisation peut permettre de retablir les anneaux de la chaîne et de deviner le sens dans lequel s'est produite l'evolution.

Un exemple intéressant de l'embarras où l'on se trouve par suite de l'existence de tels phénomènes est fourni par le groupe des *Cheloniens*. La carapace osseuse qui forme un revêtement au corps des Tortues est formée de parties différentes : les unes constituent des os dermiques indépendants, sans homologues, et les autres ne sont que des expansions aplaties des côtes et des apophyses épineuses des vertèbres venant s'unir les unes aux autres. L'existence de cette carapace, qui au maximum de développement est continue et sans interruption, constitue le trait de spécialisation principal des Cheloniens et les éloigne de tous les autres Reptiles. Il est naturel de chercher les formes primitives du groupe parmi celles où ce processus est le moins indiqué. Or chez un groupe de Tortues vivantes et fossiles, les *Atheca*, les plaques costales sont peu développées, et sont loin de se rejoindre ; les plaques dermiques qui forment le bouclier ventral restent aussi écartées les unes des autres et ménagent entre elles des espaces vides ou *fontanelles*. A mesure

que l'on s'adresse à des formes plus spécialisées, les Trionychidés, les Chélydridés, etc., on voit l'ossification de la carapace s'accentuer davantage; chez les Émydés, les Testudinidés, etc., elle est complètement réalisée à l'état adulte. Il est intéressant de constater que chez les grandes Tortues d'eau douce, et d'autres encore, la fermeture du bouclier ne se fait que fort tard, et que les fontanelles persistent pendant plusieurs années. Le sens de l'évolution paraît ici indiqué, sans doute possible. Malheureusement les données de la Paléontologie ne confirment pas cette manière de voir. Toutes les familles de Tortues vivantes sont représentées à l'état fossile par des formes peu éloignées des formes actuelles. Or la plus ancienne de toutes, *Psammochelys*, du Trias du Wurtemberg, appartient au groupe des *Pleurodira* qui est le plus différencié et le plus éloigné du type moyen des Reptiles.

Les Tortues du Jurassique et du Crétacé seraient même de moins en moins ossifiées, la plus ancienne des Atheca date du Crétacé supérieur, et le type le plus inférieur du groupe (*Dermochelys*) est actuel.

En conséquence, Rutimeyer, Baur, et d'après eux Zittel, pensent que l'évolution des formes connues a dû se produire en sens inverse : toutes les formes à carapace incomplètement développée que nous connaissons, soit à l'état fossile, soit dans la nature actuelle, seraient des formes régressives, dérivées de formes spécialisées. Ainsi nous ne connaîtrions pas les véritables ancêtres des Tortues. S'il en est réellement ainsi, l'Embryogénie ne pourra guère nous le montrer, car on peut difficilement concevoir qu'une carapace osseuse existe à l'état embryonnaire, et se résorbe ensuite, et le développement est forcément raccourci. Néanmoins l'ensemble des caractères anatomiques concourt à prouver que les Atheca sont bien réellement les Tortues les plus inférieures; beaucoup de traits de leur organisation les rapprochent des autres Reptiles, par exemple, des Rhynchocéphales. Si ce ne sont pas là les types primitifs, du moins la régression aurait porté sur diverses parties du squelette, de sorte que l'animal tout entier serait revenu bien près de ses ancêtres reculés.

Gératologie (1). — L'accélération ne porte pas seulement sur les premiers stades du développement, mais son action s'étend aussi sur les caractères acquis tardivement. Il peut arriver que l'état adulte définitif de certaines espèces soit seulement temporaire pour des espèces voisines. Cet état se maintiendra pendant un temps assez long, pendant lequel l'animal ne cessera de se reproduire. Plus tard des modifications apparaitront quand l'animal aura atteint un âge avancé. Elles consistent généralement en une régression plus ou moins marquée, en une suppression des caractères de perfectionnement acquis en dernier lieu, en une simplification. Les cas de dégénérescence sénile sont fréquents dans la nature actuelle. En général, ils n'ont aucune influence sur l'évolution du groupe, mais il n'en est pas toujours ainsi.

Les caractères acquis tardivement ou *gératologiques*, pour employer l'expression de Hyatt, prennent une grande importance lorsqu'ils affectent, non plus quelques individus, mais l'espèce entière, et qu'ils tombent sous le coup de la loi d'accélération. Ils apparaissent d'abord sporadiquement et semblent en relation

(1) Hyatt, *Genesis of the Arietidæ* (*Mem. Mus. Compar. Zool. Cambridge*), 1889.

avec des phénomènes pathologiques; ils indiquent un changement défavorable dans les conditions de milieu. Mais bientôt, dans les couches immédiatement supérieures, les altérations gératologiques deviennent très fréquentes, ce qui s'explique par le fait que les mêmes modifications physiques produiront sur des animaux de même espèce, des effets identiques (*loi d'équivalence morphogénétique* de Hyatt). La forme gératologique, d'abord exceptionnelle, devient ainsi normale, et tend à se manifester de plus en plus tôt : ainsi s'est constituée une espèce distincte. Des cas d'évolution de formes fixées ou parasites semblent trouver leur explication dans ce phénomène. Mais il est surtout net chez les Céphalopodes où il a été bien étudié. Il se manifeste à la fois chez les Tétrabranchiaux, dans le Silurien, et chez les Ammonitidés dans le cours de la période secondaire. Il a des conséquences importantes pour l'évolution du groupe.

En général, les formes ainsi modifiées sont frappées d'une sorte de débilité congénitale qui les rend moins aptes à la lutte pour la vie, et ne donnent pas une longue série de descendants : c'est ce qui arrive pour les Céphalopodes déroulés, qui atteignent une assez grande taille, et disparaissent ensuite brusquement ; ce fait se produit à diverses époques et aux dépens de groupes distincts. Il est accentué surtout pendant la période crétacée. Il semble, à la fin de cette époque, que le groupe entier soit malade ; les formes déroulées se multiplient ; les cloisons se simplifient et reproduisent fréquemment l'aspect de celles des Cératites du Trias ; les ornements deviennent lourds, épais, et disparaissent fréquemment chez l'adulte, et le groupe entier finit par s'éteindre sans laisser de descendants.

Mais il n'en a pas toujours été ainsi ; les phénomènes gératologiques amènent parfois des simplifications qui ne sont pas toujours défavorables à l'espèce ; ils peuvent avoir pour résultat une convergence avec les formes primitives du groupe, et les types ainsi constitués pourront à leur tour être le point de départ de nouvelles séries par rapport auxquelles elles joueront le rôle de formes primitives ou *radicales*. C'est dans ce cas qu'interviendra fortement la loi d'accélération embryogénique. Tous les stades qui ont conduit à la constitution de la nouvelle forme radicale seront franchis d'autant plus vite que l'on s'éloignera davantage de celle-ci, et cela se comprend facilement. La forme radicale étant elle-même régressive se trouve placée, par ses caractères, non loin d'une forme bien plus primitive ; les choses se passent donc comme si la nature, voulant faire économie de temps et d'effort, évitait de faire le détour par les formes plus

élevées et plus compliquées qui ne sont pas maintenues. Mais les premiers types de ces nouvelles séries pourront porter encore, dans l'histoire de leur développement, quelques traces de cette évolution compliquée.

L'histoire de l'embranchement des Ammonitidés offre un certain nombre de ces formes radicales à caractères simplifiés; ainsi *Psiloceras planorbe* est une Ammonite sans ornements, à tours arrondis, non embrassants. C'est la souche de la longue série des Arietidés. Or, les lignes de suture de l'adulte sont moins compliquées que celles du jeune (Neumayr).

Si ces phénomènes permettent de démêler, dans certains cas, la filiation dans l'intérieur d'une même série et de rattacher les séries les unes aux autres, ils laissent entrevoir aussi de nouvelles difficultés dans la solution du problème. La ressemblance apparente des formes gératologiques régressives avec les formes primitives simples rend parfois difficile la détermination des formes radicales, point de départ des séries nouvelles. C'est ce qui se passe aujourd'hui pour les Ammonites de la Craie, qui sont seulement depuis peu de temps, dans leur ensemble, l'objet d'analyses aussi approfondies que les Ammonites du Jurassique.

§ 4. — Méthode de la continuité géologique

Application du principe de continuité. — La troisième méthode prête peut-être moins que les deux autres aux objections d'ordre théorique, mais dans la pratique elle presente aussi de nombreuses difficultés. Elle consiste à rechercher la corrélation de la série des formes fossiles avec l'ordre de succession des couches qui les renferment, autrement dit, c'est l'étude historique et chronologique du groupe. Si les matériaux que l'on a entre les mains sont suffisants, et si d'autre part l'ordre chronologique des dépôts est bien établi, on devra suivre à travers les âges les transformations de tous les types, determiner si une forme dérive d'une autre plus ancienne par progression ou par régression, découvrir à quelle époque et par quel procédé ont pris naissance les groupes distincts entre lesquels les intermédiaires font défaut dans la nature actuelle. On conçoit que, lorsqu'il s'agit d'établir la filiation entre les genres et les familles, et surtout entre les espèces d'un même groupe, une telle étude ne pourra être tentée avec quelque chance de succès que si les matériaux à comparer sont extrêmement abondants, s'ils proviennent de localités très nombreuses, et sont en bon état de conservation.

Pour des groupes où l'une de ces conditions n'est pas remplie, il

serait illusoire de chercher à tirer de la succession stratigraphique des conclusions d'ordre phylogénétique. C'est ce qui arrive par exemple pour les Crinoïdes. Ces Échinodermes ne sont vraiment très abondants que dans un petit nombre de régions, et il est peu probable qu'ils aient partout évolué sur place. Pour les Ammonites au contraire, la méthode dont nous parlons, combinée, bien entendu, avec les précédentes, a pu déjà donner des résultats intéressants, car les échantillons recueillis jusqu'à ce jour sont innombrables, et proviennent de tous les points de la terre; on peut d'ailleurs s'en procurer journellement autant qu'on le désire pour un but déterminé. Les Oursins sont également des fossiles communs et présentant de nombreux caractères que l'on peut utiliser pour la filiation. M. Munier-Chalmas a pendant de longues années suivi pas à pas leur évolution et étudié tous les termes de passage qu'il a pu rencontrer : il a vu que parfois on pouvait suivre des modifications continues à travers une longue série de formes, tandis que les chefs de file de certaines séries apparaissaient brusquement, sans qu'il soit possible de préjuger de leur origine autrement que par des hypothèses. C'est en ces points de discontinuité stratigraphique et morphologique qu'il établit les grandes coupures de sa classification. C'est le résultat de cette étude, encore inédite, que nous avons été autorisé à présenter dans le chapitre qui traite de la classification de ces animaux.

La continuité est donc le principal guide dans les recherches synthétiques de ce genre. Malheureusement dans un très grand nombre de cas les documents acquis sont insuffisants pour qu'on puisse tenter d'appliquer ce principe. Nous avons vu dans le chapitre précédent, que par suite de la marche même des phénomènes, nous n'aurons *jamais* les intermédiaires entre toutes les espèces.

Mais les naturalistes sont moins ambitieux, et souvent des documents moins précis leur suffiraient pour arriver à des conclusions presque certaines. Ils seraient surtout heureux de connaître entre les grands groupes, les termes de passage qui ont dû exister, et qui permettraient d'établir, autrement que par des inductions théoriques, l'origine des classes et des ordres. Or, ce sont précisément ces formes intéressantes qui font défaut le plus souvent. C'est le cas des Oiseaux, des Chéloniens, des Lamellibranches, des Céphalopodes, des Brachiopodes, des Trilobites, des Coralliaires, des Spongiaires, pour ne signaler que ceux dont les types anciens sont connus avec quelque détail : la méthode de la continuité géologique est alors tout à fait en défaut.

Ordre d'apparition des formes nouvelles. — Parfois même la difficulté est plus grande encore, et l'ordre chronologique d'apparition est en complète discordance avec ce que permettrait d'attendre la méthode de l'Anatomie comparée appliquée à la Paléontologie. Si l'évolution ontogénique est inconnue, et si l'on ne peut mettre en évidence un fait de régression, on est alors obligé de réserver toute conclusion pour l'époque où de nouveaux documents permettront d'élucider la question et de formuler les hypothèses avec la plus grande réserve. Ainsi la succession des formes des Brachiopodes, l'apparition des ordres de Mammifères, etc., soulèvent des difficultés de ce genre.

D'une manière générale, les découvertes récentes ont pour résultat de faire remonter à des époques de plus en plus reculées la date présumée de l'apparition des divers groupes. Pour nous en tenir aux faits les plus récemment mis en lumière, citons la découverte de Nummulites dans le Carbonifère par Brady, celle des Ammonites dans le système Permo-carbonifère (Waagen, Gemmellaro), celle de Spongiaires appartenant aux types des Hexactinellidés et des Tétractinellidés dans le Cambrien (Hinde), des Arachnides et des Insectes dans le Silurien, des Myriapodes dans le Carbonifère (Scudder, Hagen, Ch. Brongniart, Fayol); on a trouvé récemment des Poissons dans le Silurien moyen (Rohon).

On conçoit combien il est dangereux d'attacher une importance exclusive à l'ordre d'apparition : toute considération qui fait appel à ces données lorsqu'il s'agit des formes primordiales des grands groupes, risque d'être à bref délai démentie par une découverte inattendue.

L'incertitude croît à mesure que l'on s'adresse à des dépôts de plus en plus anciens. Les fossiles de l'époque primaire aujourd'hui connus sont, il est vrai très nombreux, mais diverses circonstances doivent nous faire considérer la faune paléozoïque comme bien plus incomplètement connue que celle des époques secondaire et surtout tertiaire. Les couches primaires ont été naturellement plus remaniées que les autres; les érosions, aux époques successives ont enlevé des étendues considérables de dépôts, et les dislocations ont fréquemment modifié la nature de la roche et fait disparaître ou altéré les fossiles contenus, si bien que, pendant de longues années, les fossiles primaires bien conservés, provenaient d'un petit nombre de localités : c'est depuis peu que les découvertes faites en Amérique, en Russie, aux Indes, etc., ont permis de définir les analogies et les différences de ces faunes spéciales avec celles de l'Europe occidentale étudiées tout d'abord. De plus, bien des groupes qui avaient apparu à

ces époques reculées étaient représentés au début par des individus encore peu nombreux et d'organisation inférieure, dont les débris se rencontrent rarement.

Faune première. — L'incertitude croît à mesure que l'on s'adresse à des dépôts de plus en plus anciens. Elle atteint son maximum quand il s'agit des couches fossilifères les plus anciennes, celles où l'on pourrait espérer trouver des renseignements sur l'origine première des formes vivantes. Les premiers dépôts où l'on rencontre des fossiles constituent le terrain *Cambrien*. Les fossiles qui s'y rencontrent sont des Mollusques peu nombreux, appartenant aux trois classes du groupe; des Trilobites appartenant à diverses familles (*Paradoxidés*, *Olénidés*); des Crustacés Ostracodes (*Leperditia*, *Hymenocaris*); des Brachiopodes Inarticulés (*Lingulidés*, *Discinidés*, *Orthis*), quelques Cystides, quelques Hydraires *Dictyonema*), des Meduses, des Spongiaires *Hexactinellidés* et *Tétractinellidés* (*Archæoscyphia*, *Protospongia*). Il faudrait ajouter encore des empreintes provenant d'êtres dont la détermination est incertaine (*Oldhamia*, *Eophyton*, *Bilobites*, *Fucoides*, etc.). Cette faune, riche en genres et en especes, embrasse un petit nombre de groupes qui ne sont pas à vrai dire des types élevés du règne animal; mais ils sont loin cependant de représenter les ancêtres primitifs des animaux. Les Brachiopodes en particulier sont des êtres qui ont dû subir une évolution extrêmement compliquée, comme le prouve l'embryogénie des formes actuelles dont quelques-unes sont presque identiques aux formes cambriennes. L'animal bien authentique découvert dans l'assise la plus ancienne est justement un Lingulide, *Lingulella primæva* Plus anciennement on trouve des traces que l'on attribue à des Annelides. Je ne parle pas pour le moment des productions appelées *Eozoon*, qui n'ont probablement pas une origine organique.

Il est donc bien évident que nous ne connaissons pas en réalite la véritable faune primordiale. Celle qui caractérise le Cambrien le plus inférieur a bien, il est vrai, un cachet de simplicité prononcé, car on n'y trouve ni Mollusque, sauf des coquilles de nature douteuse (*Theca*), ni Échinoderme, ni Coralliaire, ni Vertébré : ces formes, qui apparaissent brusquement et sans préparation apparente, dans le Cambrien supérieur ou dans l'Ordovicien, pouvaient peut-être exister dans le Cambrien inférieur, mais alors elles étaient dépourvues de parties dures (coquille, test ou squelette), ce qui prouverait leur état d'infériorité, ou bien encore elles existaient dans des régions possédant un facies différent qui n'a pas encore été découvert.

Origine de la vie. — Dépôts précambriens. — Nous ne savons rien sur les origines de la faune cambrienne, qui se montre sur toute la surface du globe presque identique à elle-même.

Les dépôts cambriens ne sont pas cependant les plus anciennes des formations sédimentaires. A un niveau plus inférieur existent en divers points des couches qui se sont déposées dans la mer : ce sont les couches énormes du Canada, formées par les étages Laurentien et Huronien, qui ont ensemble plus de 20 kilomètres d'épaisseur. Le terrain Précambrien du pays de Galles, aussi très épais, se trouve au-dessous des schistes à Lingules. Or ces dépôts sont complètement dépourvus de fossiles. Au Canada, dans l'étage Laurentien, outre le fameux *Eozoon*, Dawson a trouvé des matières charbonneuses et des tubulures qu'il attribue à des vers. La présence d'amas assez épais de bitume et de graphite dans les dépôts précambiens a une importance considérable. Parmi les phénomènes chimiques qui se produisent dans la nature actuelle, les seuls qui aient pour effet la séparation du carbone des corps avec lesquels il est combiné se produisent dans les organismes vivants. Le charbon sous toutes ses formes, sauf peut-être le diamant, provient toujours de la modification de matériaux d'origine organique. Il est donc possible que le charbon et les carbures des dépôts précambriens représentent tout ce qui reste de cette faune ancestrale dont l'existence est prouvée par le plus simple raisonnement.

Maintenant il reste à expliquer comment il se fait qu'aucune empreinte de ces êtres primitifs n'ait pu être conservée jusqu'à nous. Cela tient à ce que les dépôts de cet âge, une fois formés, ont été le siège de modifications profondes d'ordre mécanique et chimique, qui constituent le phénomène du *métamorphisme*. Les couches sédimentaires ont été percées par des roches éruptives, entre autres le Granite, qui se sont épanchées au-dessus d'elles, ou bien se sont glissées par-dessous et dans leurs interstices. Soit par contact direct, soit, le plus souvent, par l'intermédiaire de l'eau surchauffée et chargée de sels dissous, la roche sédimentaire a éprouvé une sorte de cuisson qui y a développé de nombreux minéraux qui n'y préexistaient nullement, et qui lui donnent parfois l'apparence de roches éruptives. On conçoit que les schistes ainsi métamorphisés ne gardent plus aucune trace des fossiles qu'ils pouvaient contenir.

Un bouleversement purement mécanique suffit parfois aussi pour rendre impossible la découverte des fossiles. Ainsi M. Gaudry rapporte que les savants anglais Sedgwick et Murchison ont exploré longtemps les couches cambriennes sans y décou-

vrir de fossiles. Ils remarquèrent enfin que la roche était presque partout fendillée ou au moins clivée perpendiculairement à la direction de stratification. En examinant des points où le clivage était au contraire parallèle à cette direction, ils trouvèrent des fossiles nombreux et bien conservés. Il ne faut pas désespérer que dans l'avenir les Géologues ne réussissent à trouver dans les couches précambriennes des points où le métamorphisme ne se soit pas fait sentir. Jusque-là, nous ne pouvons rien tirer des données géologiques touchant l'origine de la vie, et nous devons nous contenter des théories inspirées par les études embryogéniques et comparatives.

En résumé, l'on voit que la recherche de la filiation des êtres repose sur des méthodes dont la précision s'accroît à mesure que les lois de l'évolution sont mieux connues. Ces lois sont compliquées, et leur application présente des difficultés considérables. Si nous avons tenu à faire ressortir ces difficultés, c'est pour que le lecteur ne soit pas surpris de l'incertitude qui règne encore sur beaucoup de points de ce grand problème; les discussions qui s'élèvent encore journellement et la discordance entre les théories proposées ne doivent pas être invoquées comme un argument contre la doctrine de l'évolution elle-même. La méthode des Sciences naturelles est malheureusement subordonnée à l'acquisition des matériaux nécessaires, et en Paléontologie plus que dans toute autre science, le progrès dépend de l'accroissement des collections.

CHAPITRE IV

REPARTITION DES ORGANISMES DANS LES TEMPS GÉOLOGIQUES SUIVANT LES CONDITIONS DE MILIEU

§ 1. — Définition du facies.

Nous avons maintenant à envisager une nouvelle catégorie de problèmes auxquels conduisent les études de la Paléontologie, problèmes qui ont trait plus spécialement aux relations de cette science avec la Géologie stratigraphique; ils sont posés par la comparaison des fossiles de groupes différents, qui ont existé à une même époque dans les diverses localités. L'on a admis longtemps, comme le principe fondamental de la Stratigraphie, que, d'une manière générale, les couches de même âge présentaient les mêmes fossiles. Or il est évident qu'à l'époque actuelle

un tel principe ne saurait s'appliquer : les faunes et les flores sont localisées dans des régions plus ou moins étendues et il n'y a qu'un très petit nombre de formes dont l'aire de répartition soit universelle. Il en a été ainsi à toutes les époques, et l'on peut dire que jamais la faune et la flore n'ont été identiques sur toute la surface du globe.

On définit, pour une époque donnée, les régions biologiques, par la condition que la moitié au moins de la flore ou de la faune soit distincte.

On appelle *facies* l'ensemble des caractères lithologiques et paléontologiques résultant des conditions extérieures qui déterminent l'existence d'une faune ou d'une flore spéciale pour une région déterminée. Ces caractères sont définis par les conditions de milieu, telles que le climat, l'altitude ou la profondeur bathymétrique, la nature géologique ou chimique du milieu. On peut ajouter encore des facteurs indirects qui se ramènent aux précédents. En vertu des lois de la lutte pour la vie, les variations de chaque être vivant dépendent dans une certaine mesure de la nature de l'ensemble des êtres qui vivent côte à côte avec lui; les caractères généraux de la faune ou de la flore d'une région influent donc sur les conditions d'existence de chacun des êtres qui la composent, de sorte que les différences qui par suite de l'action du milieu ont apparu à un faible degré chez les ancêtres s'accusent de plus en plus par suite des réactions biologiques qui s'exercent entre les êtres.

On trouvera, par exemple, pour une même époque un facies littoral, pélagique, d'eau douce, d'estuaire, de lagune, corallien ; on pourra trouver aussi un facies arctique, tempéré, tropical, etc. Nous allons rechercher brièvement quelles indications donne la Paléontologie pour la détermination de ces facies; en d'autres termes, nous montrerons comment l'étude des associations de formes fossiles permet de remonter souvent à la connaissance des conditions du milieu ambiant.

§ 2. — **Influence de la profondeur des mers.**

La distribution des animaux dans les mers actuelles se fait suivant cinq zones assez nettement délimitées (1):

1° La *zone littorale* qui couvre et découvre à chaque marée ;

2° La *zone des Laminaires* (0 à 27 ou 28 mètres);

3° La *zone des Nullipores et des Corallines* (Algues calcaires)

(1) Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, ch. III.

(28 à 72 mètres), qui est habitée aussi par les grands Gastéropodes;

4° La *zone des Brachiopodes et des Coraux* (72 à 500 mètres), où descendent les Coralliaires tels que les Dendrophyllies et les Oculines, les Oursins tels que les Spatangues, les Brissopsis, etc.;

5° La *zone abyssale*, au delà de 500 mètres.

Il est rarement possible de retrouver exactement ces mêmes zones aux diverses époques géologiques; mais les indications que nous donne cette excellente classification peuvent être utilisées pour la recherche du facies bathymétrique dans les couches géologiques. On peut, en général, distinguer à ce point de vue trois facies principaux : le facies *littoral*, le facies *pélagique* et le facies *abyssal*.

Facies littoral. — Le facies littoral est souvent indiqué par la nature lithologique de la roche : les conglomérats, les grès grossiers ne peuvent s'être formés que dans le voisinage immédiat de la côte. Mais les caractères paléontologiques ont aussi une grande importance pour la détermination des anciens rivages.

Un excellent critérium est fourni par les *coquilles perforantes*. On sait qu'à l'époque actuelle, des Lamellibranches appartenant à des groupes variés peuvent percer les roches les plus dures; ces formes ne vivent d'ailleurs qu'à une très faible profondeur, particulièrement dans la zone alternativement couverte et découverte par le jeu des marées. Tels sont les Pholades, les Tarets, les genres *Saxicava*, *Venerupis*, *Lithodomus*. Or toutes ces formes sont représentées à l'état fossile; les trous qu'elles ont formés se rencontrent fréquemment, avec ou sans la coquille à leur intérieur (ex. : Bathonien des Ardennes, Faluns de Pontlevoy, etc.). Leur présence détermine avec certitude l'existence d'une zone littorale de nature rocheuse. Ce facies spécial présente en même temps de nombreuses formes qui le fréquentent exclusivement, comme les Patelles, les Littorines, les Balanes, divers Trochus.

Les Huîtres, les Moules, les Plicatules, etc., qui vivent fixées sur les rochers, soit directement par l'une des valves, soit par l'intermédiaire de leur byssus, sont associées aux formes qui caractérisent la zone marine la plus élevée, mais elles ne sont pas limitées exclusivement à cette zone; elles peuvent en effet descendre plus profondément dans une zone qui ne découvre jamais et sont accompagnées par les Oursins et les Brachiopodes. La grande majorité des dépôts de cette nature renferme des animaux qui ont vécu fixés, ou qui devaient ramper sur le fond, associés à des débris provenant d'animaux nageurs qui peuvent

vivre dans la haute mer et aussi se rapprocher beaucoup des rivages, et dont les coquilles tombent sur le sol après la mort de l'animal : tels sont les Céphalopodes. Les Nautilidés, les Ammonites et les Bélemnites se rencontrent côte à côte avec les Gastéropodes, les Acéphales et les Oursins.

L'expression de *facies littoral* a donc, en Géologie, une signification assez large et s'applique à une zone plus étendue que celle qu'on appelle, pour l'époque actuelle, zone littorale. Elle indique simplement que la formation dont il s'agit s'est produite dans le *voisinage* d'un rivage. Elle peut présenter des éléments pélagiques, mais elle est caractérisée par la présence des éléments littoraux que nous avons cités.

Facies pélagique. — On appelle *animaux pélagiques* ceux qui sont adaptés de manière à pouvoir nager en pleine mer, sans se reposer sur les fonds ou les rivages. De ce nombre sont actuellement les Cétacés, les Poissons, les Céphalopodes, les Ptéropodes, les Méduses, beaucoup de Foraminifères, les Radiolaires. En diverses régions, les dépôts des grands fonds n'ont fourni, comme restes organisés, que des débris appartenant à ces groupes, et provenant d'animaux qui vivaient à la surface ou à des niveaux divers.

L'expression de *facies pelagique*, en Géologie, ne doit pas être entendue dans le même sens ; il n'y a pas de dépôts anciens où la faune consiste exclusivement en animaux nageurs. Une faune pélagique, à l'époque actuelle, pourra habiter des mers dont le fond se trouve à des profondeurs très variables : elle arrivera dans le voisinage des côtes ou bien s'éloignera jusqu'au-dessus des grands abîmes : il est clair que dans les dépôts géologiques une telle faune pourra être associée aux éléments de toutes les zones.

On élargit donc la notion du facies pélagique et l'on rapporte à ce facies les dépôts qui se sont formés en pleine mer, à une assez grande distance des côtes, mais non dans des abîmes profonds ; ils sont caractérisés par l'absence des éléments fauniques du littoral, et par le mélange des formes adaptées à la natation comme les Céphalopodes, les Ptéropodes, les Poissons, avec des formes rampantes ou fixées (Échinodermes, Brachiopodes, Gastéropodes, Lamellibranches), dont les espèces ne sont pas les mêmes que celles qui vivent au voisinage des côtes.

Les formes pélagiques bien adaptées à la natation ont naturellement une aire de répartition bien plus étendue que les formes littorales et surtout que les formes fixées et sédentaires. Cela tient non seulement au fait que ces animaux pouvant parcourir de grands espaces se disséminent plus facilement, mais aussi

à ce que les conditions extérieures sont bien plus constantes que dans le voisinage des côtes. C'est ainsi que les espèces d'Ammonites et de Belemnites, à l'époque secondaire, se retrouvent à un même niveau dans des localités très éloignées, et ont par suite une grande importance pour les comparaisons chronologiques des couches. Les formes d'Europe et d'Amérique sont presque identiques, tandis que l'inverse a lieu pour les Lamellibranches à la même époque.

Facies abyssal. — Les explorations sous-marines qui ont eu partout un si grand retentissement ont eu pour effet d'éclaircir le mystère des conditions de la vie dans les grands fonds (1). On sait maintenant qu'il existe au fond des mers une faune d'une grande richesse, qui offre des caractères spéciaux, mais qui d'autre part présente des relations étroites avec la faune littorale. Il n'existe guère en effet de formes qui ne puissent se rapporter à des familles déjà connues. On y a retrouvé les représentants de formes considérées comme éteintes, mais à ce point de vue l'attente a été quelque peu déçue, car on n'a rencontré aucun reste des faunes paleozoiques que l'on s'attendait à découvrir.

La faune côtière, au sens le plus large, descend jusqu'à 400 mètres environ. Elle comprend des *Éponges calcaires*, des *Gorgones*, des *Comatules*, des *Cidaris*, des *Diadema*, des *Bryozoaires*, des *Huîtres*, des *Cythérées*, des *Gastéropodes* de tous groupes. C'est celle qui est le plus généralement représentée aux époques géologiques anterieures.

Plus bas, de 400 à 1500 mètres, se rencontrent les *Hexactinellidés* vitreux, les *Étoiles de mer* à grandes plaques marginales (*Pentagonaster*), les *Oursins mous*; des *Crustacés* spéciaux comme *Gnathophausia* et les *Polychélidés*. Parmi les Poissons, les *Eurypharynx* et les *Bathypterois*. Les *Hydrocoralliaires* et les *Alcyonnaires* ont disparu vers 1000 mètres.

De 1500 mètres à 3000 mètres se fait la transition de cette faune avec la faune véritablement abyssale. Les *Polypiers simples*, les *Pentacrines* dominent, tandis que les Éponges vitreuses deviennent de plus en plus rares; vers 2500 mètres les Polypiers simples disparaissent à leur tour, et au delà de 3000 mètres la faune est representée exclusivement par les *Holothuries symétriques* à sole ventrale, les grands *Pycnogonides*, et des *Crustacés décapodes* aveugles.

La plus importante de ces zones pour l'objet qui nous occupe est celle qui va de 400 à 2000 mètres. C'est la zone des *Verticordia* de M. Fischer. Elle renferme, avec des types nettement apparentes aux types littoraux actuels, des formes qui semblaient speciales à la période secondaire : ce sont, par exemple, les *Crinoïdes pédonculés*, appartenant à des genres abondamment représentés à cette époque, comme *Pentacrinus*, ou d'autres genres qui sont seulement très voisins de formes éteintes. Les Oursins mous comme *Calveria* rappellent exactement les *Echinothuridés* de la Craie ; les *Salénidés*, caractérisés par la présence d'une plaque centro-dorsale tout à fait exceptionnelle chez les Oursins; les *Holastéridés*, représentes par *Pourtalesia* qui rappelle exactement le genre *Infulaster*, et surtout les *Crustacés*, tels que *Willemoessia* qui représente les *Eryon* du Jurassique, sont manifestement les derniers restes d'une partie de la faune secondaire qui, sur nos côtes, a disparu complètement ou bien s'est profondément transformée. La plupart des naturalistes ont immédiatement conclu de ces faits que le bassin de l'Atlantique n'avait pas été émergé depuis la période crétacée, et que la faune de cette époque avait pu s'y maintenir en partie sans transforma-

(1) *Reports* de l'expédition du *Challenger : Narrative of the Cruise*. — E. Perrier, *Les Explorations sous-marines*, 1886, chap. VIII.

tion. En d'autres termes le fond de la mer serait resté, en quelque sorte, à la période crétacée.

Cette induction est justifiée à certains égards; mais il faut ajouter de plus, pour se faire une idée exacte de la faune de cette zone, qu'elle contient de nombreux éléments d'origine beaucoup plus récente, et que des formes qui ont évolué sur le littoral ont dû émigrer vers la profondeur à diverses époques successives: ce fait est prouvé en particulier par l'absence complète de types de transition entre les types archaïques et les autres dans la région dont il s'agit.

Il avait été naturel de supposer *à priori* que les profondeurs extrêmes de l'Océan allaient nous révéler des phénomènes du même ordre. On s'attendait à trouver dans les zones nouvellement explorées, au delà de 3000 mètres, des formes qui pourraient rappeler les types les plus anciens. Il n'en est rien, et non seulement la faune abyssale ne contient aucun élément paléozoïque, mais les types mésozoïques eux-mêmes ont disparu. Ce qui peuple les profondeurs des abîmes, ce sont des représentants de quelques-uns des types les plus spécialisés de diverses classes. Ces formes, très peu nombreuses du reste, portent les marques d'une adaptation spéciale. C'est là manifestement une faune immigrée à une époque récente. Quant aux types qui ont subsisté depuis la période paléozoïque, comme les *Lingules*, les *Arches*, les *Avicules*, les *Éponges siliceuses*, les *Gastéropodes Diotocardes*, les *Nautiles*, etc., c'est à une profondeur bien plus faible, et souvent même sur les côtes qu'il faut les chercher.

Ce qui précède montre combien il sera difficile, en Paléontologie, de trouver un point d'appui solide pour apprécier les caractères d'une faune de mer profonde: la zone moyenne, de 1500 à 3000 mètres, a pour caractéristique principale un mélange de formes très anciennes, absentes du littoral, avec des formes récentes. On conçoit combien ce critérium est difficile à expliquer aux époques géologiques antérieures.

Un autre caractère plus suggestif est fourni par l'adaptation spéciale des organismes aux conditions d'éclairement où ils se trouvent au delà d'une certaine profondeur. On sait que les rayons solaires ne franchissent pas l'épaisseur d'une colonne d'eau de 400 mètres au plus. Au delà l'obscurité n'est cependant pas complète, car beaucoup d'animaux sont phosphorescents; quelques-uns, comme les Poissons, ont même des organes lumineux spéciaux qui leur permettent de s'éclairer eux-mêmes. Mais la lumière est souvent très faible dans certaines régions. Dans ces conditions une double adaptation peut intervenir: tantôt les organes de la vue prennent une extension très considérable, comme c'est le cas pour les Poissons du genre *Ipnops* et chez les Crustacés du genre *Cystosoma* où les yeux couvrent toute la surface supérieure de la tête; tantôt au contraire ils sont rudimentaires ou même disparaissent tout à fait après avoir été cependant représentés parfois dans la vie embryonnaire; c'est ce qui arrive chez les *Pecten*, divers Gastéropodes, et un grand nombre de Crustacés décapodes. Ces derniers animaux suppléent

à l'absence de l'organe visuel par un développement extrême des appendices qui se transforment en organes tactiles.

Or ces faits intéressants ne sont pas sans analogues aux époques anciennes. Les Trilobites de la période Cambrienne montrent ce même mélange de formes aveugles (*Trinucleus*) et de formes pourvues d'yeux démesurés (*Œglina*). Barrande a même montré qu'une espèce, aveugle à l'état adulte (*Trinucleus Bucklandi*), avait des yeux normaux dans le jeune âge; parfois même (divers *Paradoxides*) le pédoncule oculaire subsiste tandis que la partie sensorielle de l'œil fait défaut, comme cela a lieu actuellement pour les *Cymonomus* des grandes profondeurs. Cela prouve tout au moins que les formes en question vivaient dans des conditions où la lumière était répartie comme elle l'est actuellement dans les grandes profondeurs. D'autres particularités encore, comme l'absence des formes nettement littorales et l'absence des formes primordiales des divers groupes apparus plus tard brusquement à un état avancé de différenciation, font supposer qu'il s'agit bien nettement de formes de mer relativement profondes, et que nous ne connaissons pas encore le facies littoral du Cambrien, ou du moins la faune qui le caractérise (Suess, Neumayr). Cette opinion, nous devons le dire, n'est pas acceptée par la plupart des paléontologistes français.

On avait cru trouver aussi dans les dépôts de la Craie des formations de mer profonde; mais nous avons vu que l'analogie de certains des fossiles de cet âge avec la faune de la zone actuelle à *Verticordia* ne prouve rien : les organismes de cette époque ont un caractère nettement pélagique, et ils ont dû descendre ultérieurement dans les profondeurs, comme l'ont fait ceux qui ont apparu beaucoup plus tard.

L'un des caractères les plus interessants de l'époque crétacée est l'abondance des Éponges siliceuses du type Hexactinellide, qui se retrouve dans les grandes profondeurs. L'étude attentive de la distribution actuelle de ces organismes montre qu'ils sont répartis dans des zones très diverses dont l'une n'est précisément pas très profonde et s'étend de 60 à 400 mètres.

§ 3. — **Influence de la nature du milieu aquatique.**

Facies d'eau douce. — Les caractères les plus précis de la faune des eaux douces sont fournis par les Mollusques. Les genres *Paludina*, *Bithynia*, *Planorbis*, *Limnæa*, *Physa*, *Succinæa*, parmi les Gastéropodes; les genres *Unio*, *Anodonta*, *Dreyssentia*, parmi les Lamellibranches, se trouvent toujours associés dans les formations d'eau douce depuis le commencement du Jurassique. Mais à cette liste il faut ajouter aussi celle de tous les animaux terrestres ou aériens, dont les débris ont été entraînés par les cours d'eau, ou qui sont tombés des rives : les

couches lacustres du Tertiaire contiennent autant d'*Helix* et de *Cyclostomes* que de Limnées ; c'est également dans des dépôts lacustres que se rencontrent la grande majorité des squelettes d'Oiseaux connus, ainsi qu'un grand nombre de Reptiles et de Mammifères, qui n'étaient pas nécessairement des animaux nageurs.

Les végétaux fossiles appartiennent aussi pour la plupart à des formations de même nature : non seulement les espèces aquatiques, mais aussi toutes celles qui croissaient non loin des cours d'eau, se trouvent associées dans les mêmes assises. C'est même presque uniquement par cette voie que la faune et la flore purement terrestres ont pu être dans certains cas conservées jusqu'à nous.

Comme exemple de formations lacustres bien exactement connues, nous pouvons citer les petits bassins houillers du plateau Central ; le lac de Commentry a été pour ainsi dire restauré, avec sa faune, sa flore, ses rives, par M. Fayol. Au commencement de l'Éocène, le lac de Rilly occupait une vaste étendue à l'Est de Paris ; un cours d'eau venait y tomber en cascades, et M. Munier-Chalmas a reconstitué tous les détails de cette curieuse localité : des plantes qui aiment les endroits humides, comme les *Marchantia*, les *Asplenium*, y couvraient les rives qu'ombrageaient des Tilleuls, les Lauriers, les Magnolias et les Palmiers ; on y trouvait aussi la Vigne et le Lierre ; les mousses (*Fontinalis*) et les *Chara* abritaient des Écrevisses (*Astacus Edwardsi*) et des Edriophthalmes (*Heterosphæroma*). Des Insectes et même des fleurs ont laissé aussi des empreintes délicates dans ce travertin. Parmi les autres lacs non moins bien connus, nous pouvons citer les lacs d'Armissan et d'Aix, à l'époque de l'Oligocène, où la succession des assises est si nette que, par l'étude des Végétaux et des Insectes, on a pu se faire une idée de l'alternance des saisons. Citons encore les lacs de Beauce et de la Limagne pendant l'Oligocène, ceux d'Œningen et de Radoboj pendant le Miocène, etc.

Facies saumâtre. — Le même phénomène de transport dont nous venons de constater les effets a souvent eu pour conséquence le mélange des faunes et des flores terrestres et d'eau douce avec la faune marine. Ce mélange est l'un des caractères essentiels du facies d'estuaire et de lagune. Partout où venaient déboucher les fleuves, partout où s'étendaient des marais ou des lagunes au bord de la mer, les coquilles, les ossements et les débris végétaux ont pu s'accumuler et se fossiliser, sans avoir nécessairement vécu sur place. Ces localités ont ordinairement une faune spéciale dite *faune saumâtre*, formée d'espèces pouvant supporter des variations étendues dans la salure de l'eau, et subsister en général dans un milieu vaseux. Divers *Cardium*, les Myes, les Cyrènes, les Cérithes, surtout ceux du genre *Potamides*, des Crustacés voisins des *Sphæroma*, sont les principaux types de cette faune saumâtre. Dans ces localités, se retrouvent aussi souvent les squelettes de Mammifères et de Reptiles, parfois aussi d'Oiseaux. Le retour de la mer ramène de temps

en temps les formes marines, qu'elles aient pu ou non vivre en ces localités, tandis que les apports des fleuves entraînent les débris de la flore et de la faune d'eau douce et terrestres. Il en résulte des alternances fréquentes dans le caractère des dépôts qui peuvent d'ailleurs se faire très rapidement.

Comme exemple, nous pouvons citer le bassin houiller franco-belge, où les couches de houille, avec le genre bivalve d'eau douce *Anthracosia*, alternent fréquemment avec des sédiments marins indiquant le retour fréquent de la mer dans les lagunes où s'accumulaient les débris végétaux.

L'Argile de Londres, l'Éocène supérieur du bassin parisien, l'Oligocène et le Miocène au sud de Bordeaux, etc., montrent aussi par place les caractères de ces dépôts saumâtres ou d'estuaires.

C'est dans les couches *Sarmatiques*, qu'en France on rapporte au Miocène supérieur, qu'il faut chercher le plus beau type des dépôts saumâtres. A cette époque une vaste mer s'étendait depuis les environs de Vienne jusqu'au Turkestan. La mer Noire, la mer Caspienne, le lac d'Aral sont de faibles restes de cette immense nappe. La salure paraît avoir subi des oscillations considérables; elle pouvait varier aussi beaucoup d'un point à un autre, et de nombreuses lagunes devaient occuper les bords de cette mer intérieure. Les premiers dépôts sont encore nettement marins (couches à *Cerithium pictum*, avec des Buccins, des Tapes, des Mactres); ils constituent l'étage Sarmatien. Plus haut (étage Pontien) se trouvent en quantités énormes les Congeries ou Dreysseines, et les Melanopsis, formes d'eau douce pouvant vivre dans les eaux peu salées; elles sont associées à des Cardiidés de genres spéciaux (*Adacna*, *Monodacna*), qui ont persisté dans la mer Caspienne et le lac d'Aral. Le représentant le plus abondant des Gastéropodes est un Pulmoné aquatique pourvu de côtes, le genre *Valenciennesia*, qui atteint une taille considérable.

Ces couches montrent sur une étendue considérable un mélange curieux de types marins capables de résister à une diminution de la salure normale et de formes d'eau douce pouvant s'acclimater à un milieu peu salé. On y trouve aussi des Mammifères tels que le Dinotherium et le Mastodonte.

Un peu plus tard, les eaux se dessalent de plus en plus et les types d'eau douce deviennent peu à peu prépondérants. Les Congeries et les Cardium se réfugient dans des bassins rétrécis, et la région presque entière est occupée par une immense lagune où vivaient les Paludines dont nous avons déjà parlé, les Melanopsis, les Unionidés avec tous les types d'eau douce. Mais il est curieux de constater que les Unio, les Paludines, les Melanopsis, vivant dans des régions très étendues, prennent l'aspect anguleux de formes marines et acquièrent des côtes ou des tubercules.

Facies vaseux. — Facies corallien. — Revenons maintenant aux formations nettement marines, et voyons quelles sont les variétés qu'elles peuvent présenter. Un facteur presque aussi important que la teneur des eaux en sels à l'état de dissolution consiste dans la nature des substances *tenues en suspension*; ce caractère est naturellement lié à la nature géologique et à la direction des courants. On sait par exemple qu'à l'époque actuelle, la présence des Moules sur un rocher indique en général des eaux vaseuses, et que beaucoup de formes, abondantes non loin de là dans les eaux pures, ne se rencontrent plus dès que les Moules apparaissent.

La nature du fond est une des causes qui produisent l'un des plus grands changements dans le facies, et cela dans des localités souvent très rapprochées. Le meilleur exemple peut être tiré de l'étude des *récifs coralliens*. Cette étude va nous montrer comment toute une faune compliquée, formée des éléments les plus divers, se modifie dans son ensemble sous l'influence des mêmes variations du milieu.

On sait quelles sont les conditions qu'exigent actuellement pour se développer les polypiers constructeurs de récifs : il leur faut une température moyenne élevée, une profondeur variant de 40 mètres à 0, et enfin la présence d'une eau marine très pure, c'est-à-dire non mélangée d'eau douce et dépourvue de particules vaseuses. Il est prouvé que, malgré la différence des groupes auxquels appartiennent ces animaux, ces conditions étaient les mêmes au cours des diverses époques géologiques. En particulier, les amas calcaires où se trouvent les blocs construits par les coraux sont toujours très purs et saccharoïdes, et dans les interstices des polypiers on ne trouve pas de trace de marne ou d'argile. Les mêmes conditions doivent être réalisées pour l'existence de nombreuses formes, appartenant à toutes les classes du règne animal, qui vivent sur les coraux et apparaissent ou disparaissent en même temps qu'eux.

Les formations coralliennes du Jurassique supérieur se rencontrent principalement sur le pourtour du bassin de Paris, dans le Jura, en Suisse, en Souabe. Partout où ces dépôts ne sont pas représentés, existent des dépôts marneux ou argileux riches en Ammonites ou en Lamellibranches. L'ancienne école de Géologues admettait que tous les dépôts coralligènes étaient contemporains, et les réunissait sous le nom de Terrain corallien; les formations d'autre origine étaient rapportées, soit à une époque antérieure (Oxfordien supérieur), soit à une époque plus récente (Infra-Crétacé). Les travaux de Oppel, Niosch et surtout de l'abbé Bourgeat (1), ont montré que ces récifs se sont formés à des époques variées, et qu'à un facies corallien déterminé correspondent toujours un facies vaseux et un facies pélagique, de même âge, mais très différents par la nature des fossiles.

Le récif de Valfin, qui date de l'époque Ptérocérienne, peut être pris comme type de ces formations. Il a 30 kilomètres d'étendue environ; sa forme est très irrégulière dans tous les sens, et sur une même verticale on rencontre des expansions latérales qui s'appuient sur les dépôts successifs en formant des sortes de chapeaux et des piliers. La masse du récif est formée par un calcaire massif d'origine corallienne ; de distance en distance, dans les anfractuosités, se trouve la faune spéciale des récifs extrêmement riche en cet endroit. Les polypiers ne comprennent pas moins de 62 espèces; vers le centre dominent les formes arborescentes qui dépassent parfois 1 mètre de hauteur, telles que *Aplosmilia*, *Stylosmilia*, *Calamophyllia*, etc. On trouve aussi des formes massives, astréennes, comme *Thamnastræa*, des formes mæandrinoïdes (*Pachygyra*, *Dendrogyra*). Enfin les polypiers simples, représentés par *Montlivaultia*, sont surtout dans les roches,

(1) E. Bourgeat, *Recherches sur les formations coralligènes du Jura méridional*. 1887.

avec le reste de la faune. Celle-ci est riche en formes à test particulièrement épais, ce qui est en relation avec le fait que les coraux se développant bien dans la région battue par les vagues, les formes qui les habitent doivent présenter une grande résistance. Les espèces de petite taille à test plus mince ne se rencontrent que dans des anfractuosités bien abritées. Ces formes sont tout à fait caractéristiques des récifs : ce sont, comme Gastéropodes, de nombreuses *Nérinées*, des *Cérithes*, des *Natices*, des *Turbo* et des *Pleurotomaires;* comme Acéphales les *Diceras* (13 espèces), les *Lima*, *Pecten*, *Trigonia*, *Corbis*, des Oursins réguliers de la famille des *Cidaridés*. En tout plus de 260 espèces de fossiles.

Si l'on quitte le récif de Valfin et qu'on se dirige vers l'Est, on voit le facies oolithique coralligène s'altérer, et passer par intercalation à des marnes de plus en plus argileuses. On arrive à des dépôts formés de marnes et de calcaires grumeleux où la faune est tout à fait différente : on ne trouve plus de polypiers; les *Nérinées*, les *Diceras*, ont aussi complètement disparu; à leur place se trouvent les fossiles caractéristiques du Ptérocérien du Boulonnais ou du Calvados comme *Pterocerus Oceani*, des *Thracia*, des *Pholadomya*, des *Ceromya*. Quelques fossiles communs à la zone corallienne et à la zone vaseuse comme *Cidaris glandifera*, *Ostrea pulligera*, indiquent cependant, comme le prouve du reste la disposition stratigraphique, qu'il s'agit bien de dépôts contemporains. La zone intermédiaire montre la modification graduelle de la faune : quand on s'approche du récif, les Pholadomyes font place aux Trigonies et aux *Cardium;* les Ptérocères, les Cidaris se font plus rares tandis qu'apparaissent les Nérinées, les Diceras et enfin les Polypiers.

Cette région correspond à l'espace lagunaire qui s'étend entre les récifs barrières et la côte qui était non loin de là vers l'est. Cette lagune vaseuse n'est pas favorable au développement des polypiers ni de la faune qu'ils abritent; ceux-ci se développent au contraire vigoureusement du côté de la haute mer, et leur maximum de puissance se trouve vers l'ouest du récif. Là, ils disparaissent brusquement. On est en présence du bord abrupt du récif; immédiatement après, commence un facies différent qui s'étend au loin vers le sud dans la pleine mer : c'est le facies pélagique, caractérisé par des Ammonites (*A. polyplocus*, *A. trachynotus*), des Belemnites, des Brachiopodes et des Oursins, facies qui s'est continué en ces régions pendant quelque temps sans transformation.

Si maintenant on examine ce qui se passe sur une même verticale, au centre du récif, on voit que l'arrivée du régime vaseux est en corrélation avec la disparition subite du facies coralligène; ce dernier peut d'ailleurs réapparaître plus tard, mais dans son ensemble il est reporté plus loin vers l'Ouest du côté de la haute mer.

Ce qui précède s'appliquerait identiquement, en changeant le nom des espèces, aux autres récifs du Jura : partout se retrouve le triple facies : le facies marneux lagunaire, qui est représenté dans d'autres régions, comme la Charente, la Normandie, le Barrois; le facies corallien, qui a aussi ses équivalents en Normandie, dans l'Yonne, etc.; enfin le facies pélagique, développé surtout dans le sud et l'est de la France. Les niveaux coralliens du Jurassique supérieur sont maintenant répartis dans 5 zones, qui présentent toutes ces 3 facies; ces zones caractérisent les terrains Rauracien, Astartien, Ptérocérien, Virgulien, Portlandien.

Les mêmes phénomènes se poursuivent plus tard dans d'autres localités. Le Néocomien et le Gault ont un facies corallien qu'on appelait Urgonien; le Turonien est représenté dans

le Midi par les faciès à Hippurites, dont on avait fait aussi un niveau distinct. Enfin si nous nous adressons à des terrains plus anciens, nous voyons que des niveaux coralliens, décrits d'abord dans le Dévonien et le Carbonifère comme zones spéciales, ont été reconnus comme les équivalents des formations schisteuses qui les environnent.

§ 4. — Influence du climat.

Effet de la température. — La température exerce une influence considérable sur la distribution des animaux : le facteur qui à l'époque actuelle semble le plus important à cet égard, c'est le maximum de froid qui est atteint pendant l'hiver (1). On a par suite tracé sur les cartes terrestres des lignes dites *isocrymes*, qui marquent la température moyenne des 30 jours les plus froids de l'année. La répartition des animaux est en relation directe avec les lignes ainsi déterminées qui diffèrent notablement des parallèles géographiques. On constate ainsi l'existence de zones principales qu'on peut énumérer ainsi pour chaque hémisphère : zone arctique, zone boréale, zone tempérée froide, zone tempérée chaude, zone tropicale. Les limites de ces zones sont plus nettement indiquées qu'on pourrait le croire au premier abord.

Effet des barrières naturelles. — La latitude n'est pas en effet, on sait, le seul facteur qui détermine le climat d'une région. Chacun sait que le climat est beaucoup plus uniforme et plus tempéré dans les régions maritimes qu'à l'intérieur des grands continents. Mais en ce qui concerne la mer elle-même, la température moyenne pourra changer considérablement en des points très voisins, suivant la présence ou l'absence de barrière, suivant que les communications sont établies avec des mers plus froides ou plus chaudes. C'est ainsi qu'actuellement la mer Rouge et la Méditerranée ont des températures très différentes, malgré leur voisinage. La présence de barrières de terre ferme, complètes ou imparfaites, est donc, à des degrés divers, une cause indirecte de la spécialisation des faunes marines. Mais il est clair que c'est de plus un obstacle direct à la diffusion de faunes déjà spécialisées par l'action d'autres facteurs.

Les courants ont aussi un double effet, qui s'oppose à celui des barrières : d'une part tout courant qui s'établit entre deux

(1) Cette donnée est plus importante, au point de vue biologique, que la température moyenne de l'hiver entier qui détermine les lignes isochimènes.

régions de climat différent aura pour effet de produire une sorte de brassage entre des masses d'eau soumises à des températures différentes, et il influera aussi sur le climat aérien; l'exemple du Gulf-stream est trop connu pour qu'il soit nécessaire d'insister sur ce point. Mais d'autre part ces courants entraîneront des larves de divers animaux qui pénétreront plus ou moins en avant dans une zone où ils étaient d'abord inconnus. Cette émigration des faunes pourra se produire sans qu'il y ait en même temps un changement très notable du climat général, si le courant ne met pas en mouvement des masses d'eau considérables : ainsi le courant de Gibraltar a fait pénétrer dans la Méditerranée, pendant l'époque pliocène, des formes de l'Atlantique, qui s'y sont maintenues, quoique la température moyenne de la Méditerranée soit restée depuis très supérieure à celle de l'Atlantique.

On conçoit que, lorsqu'il s'agit des temps géologiques, il soit très difficile de se faire une idée exacte du rôle des barrières et des courants. Lorsqu'on aura constaté la présence de deux zones fauniques distinctes qui ne présentent pas de caractères différentiels aux divers points de vue envisagés plus haut, lorsque, dans une même région, on observera l'arrivée d'une faune qui existait antérieurement dans d'autres bassins, on sera parfois embarrassé pour déterminer la part qui doit être faite aux variations de climat ou bien aux obstacles et aux courants. On y parviendra quelquefois en comparant attentivement les résultats fournis par la faune marine avec ceux que donne l'étude de la flore, de la faune d'eau douce, terrestre et même aérienne.

Le problème de la détermination des climats aux époques anciennes par les données de la Paléontologie est loin d'être insoluble; il a été l'objet de recherches approfondies et ingénieuses dont les résultats actuellement acquis méritent de nous arrêter un instant (1).

Climat du Silurien et du Dévonien. — Dès l'époque du Cambrien, l'on peut distinguer en Europe, comme l'a montré Barrande, deux zones différentes : l'une au Nord, l'autre au Sud : la faune est presque identique en Russie, en Scandinavie, ainsi que dans les régions situées plus au Sud comme la Pologne méridionale, la Galicie, la Thuringe et l'Angleterre; une faune distincte se rencontre dans la Montagne-Noire, en Sardaigne, en Espagne et Portugal. Ce second facies est identique à celui de la Bohême. Les mêmes genres sont représentés dans les deux bandes; mais les espèces sont différentes. En Amérique, où le Cambrien couvre des espaces considérables, en Sibérie, en Chine, le facies Nord seul a été trouvé jusqu'ici.

Ces faits prouvent d'une manière incontestable l'existence de zones climatériques aux époques les plus reculées; prétendre les expliquer par l'existence de barrières naturelles, c'est reporter en arrière l'explication sans la suppri

(1) Neumayr, *Erdgeschichte*, vol. II. — Heer, *Le monde primitif de la Suisse*.

mer, car si la faune est seulement *restée* distincte pendant le Cambrien, c'est qu'elle l'était *devenue* dès le Précambrien, et c'est alors que la température aurait exercé son influence.

Il est probable que le climat devait être chaud au début de l'époque paléozoïque. Ce fait semble prouvé par l'existence des constructions coralliennes qui font leur apparition dès le Silurien moyen et qui sont abondantes surtout à la partie supérieure de l'étage, à Gothland, dans les provinces baltiques de Russie, dans les États-Unis, le Canada. Les groupes qui forment les récifs actuels n'ont pas encore fait leur apparition; à leur place on trouve les Tétracoralliaires, les Favositidés, les Stromatopores. Il serait un peu hardi de supposer que ces formes exigeaient exactement les mêmes conditions de température que les formes actuelles; mais les autres conditions de profondeur, de pureté des eaux semblent avoir été sensiblement les mêmes.

A l'époque Dévonienne, on trouve encore deux facies; le facies ordinaire marin, et un facies septentrional, le vieux grès rouge (Old red Sandstone) qui caractérise le Nord de l'Angleterre, l'Écosse, le Nord de l'Amérique. Mais ici d'autres considérations que la température doivent intervenir : le vieux grès rouge présente un caractère soit de rivage, soit de bassins intérieurs, qui nous oblige à ne pas insister ici sur ces points encore mal éclaircis.

Ajoutons que les coraux du Dévonien se rencontrent aussi à des latitudes fort élevées : dans l'Ardenne, l'Eifel, le Canada, l'État de New-York.

Climat de l'époque carbonifère. — A l'époque carbonifère un nouvel élément de renseignements fait son apparition. La flore terrestre, qui a déjà des représentants dans le Dévonien, prend une importance telle qu'elle peut être utilisée pour l'objet qui nous occupe.

On sait que la distribution géographique des plantes est en relation étroite avec la répartition des zones climatériques. Or l'aire de distribution des espèces à l'époque carbonifère est pour ainsi dire universelle. Les mêmes formes existent dans les localités les plus éloignées où elles apparaissent et disparaissent en même temps.

La flore de l'Europe, de la Sibérie, de l'Amérique du Nord et du Sud, des régions polaires et de la Tasmanie présente la plus grande analogie. La plupart des formes qui composent cette flore atteignent une taille gigantesque : ce sont les Lycopodiacées, des Équisétacées, des Fougères, des Cycadées arborescentes; l'examen de cette flore avait permis de conclure que la température à l'époque carbonifère était assez élevée et uniformément répartie dans toutes les régions où existent des dépôts de cet âge Mais on ne s'arrête plus à l'hypothèse que cette température fût précisément torride; il n'est pas nécessaire non plus de supposer, comme on l'a avancé, que l'atmosphère fût alors surchargée de vapeur d'eau. Une élévation de quelques degrés suffit pour expliquer la présence des formes arborescentes. L'ensemble des caractères de la flore houillère, qui a son maximum d'importance entre 30° et 60° de latitude nord, semble indiquer un climat maritime : l'Europe et l'Amérique septentrionale auraient été une sorte d'archipel, avec des lagunes où le climat aurait été chaud et humide.

Divers indices montrent d'ailleurs que les données précédentes ne sont pas incompatibles avec l'existence de zones climatériques. Tout d'abord, les formations houillères manquent au sud du 30e degré de latitude nord, et nous ne pouvons préjuger de ce qui s'est passé dans la zone équatoriale. De plus, de légères différences se manifestent dans la flore des régions arctiques : les Sigillaires y font défaut.

Un nouvel élément de discussion a été apporté par Waagen, qui a découvert dans la partie supérieure du système carbonifère des traces presque indiscutables d'actions glaciaires dans l'Inde, la région du Cap et dans l'Australie méridionale; la flore des dépôts où se trouvent les roches qui portent les marques de transport par les glaciers, a des caractères qui la rapprochent de la flore des périodes ultérieures. On sait d'ailleurs que la présence des glaciers n'implique pas l'existence d'un froid considérable : il suffit de condenseurs montagneux et de beaucoup d'humidité.

L'uniformité de la flore houillère est d'ailleurs un fait moins démonstratif que s'il s'agissait de plantes plus élevées en organisation. La répartition si étendue des Cryptogames, vasculaires ou non, s'explique en effet facilement par la légèreté et l'abondance de leurs spores; on sait aussi que d'après la loi de la lutte pour l'existence, la localisation est beaucoup moins prononcée dans une flore peu variée que si les formes sont extrêmement nombreuses, et qu'elle est ardente surtout entre les types les plus élevés en organisation. Or les Dicotylédones et les Monocotylédones, qui sont les plantes les plus perfectionnées, les plus délicates, et par suite les plus localisées, manquent à l'époque qui nous occupe.

Mais ces Cryptogames ne sont pas les seuls végétaux de l'époque carbonifère, et les Gymnospermes, qui étaient déjà représentées par les Cycadées et les Cordaïtes, nous donnent sur le climat des renseignements plus précis (1). On sait que les Dicotylédones et les Gymnospermes présentent dans la structure de leurs tiges et de leurs racines les traces, enregistrées d'une manière continue, de l'influence des variations climatériques annuelles.

Chaque couche annuelle du bois présente une région interne poreuse, formée au printemps, et une externe plus dense produite à l'automne; l'épaisseur de la couche totale varie de plus suivant que l'année a été favorable ou non. Les différences des couches annuelles sont faibles quand le climat est uniforme, et elles n'accusent plus que les périodes d'humidité et de sécheresse.

Or en étudiant les troncs des Conifères à des époques de plus en plus reculées, on voit que le tissu devient de plus en plus homogène, et, à l'époque houillère, les lignes de démarcation sont à peine indiquées : c'est donc surtout à ce moment que le climat devait présenter la plus grande régularité.

En résumé, les recherches actuelles accusent une tendance bien marquée à réduire les différences profondes que l'on croyait exister entre l'époque houillère et l'époque actuelle. Néanmoins il reste acquis que le climat devait être chaud, comme le montrent les constructions coralliennes qui existent dans les mêmes localités que pendant le Dévonien, et qu'on retrouve de plus jusqu'à la Nouvelle-Zemble et au Spitzberg.

Climat du Jurassique. — Aux époques permienne et triasique, la différence des faunes se fait surtout d'après le facies pélagique et littoral. On sait peu de chose sur le climat de ces périodes. C'est pendant le Jurassique qu'on acquiert pour la première fois des preuves certaines de l'existence de zones climatériques. La faune marine se répartit dans des mers dont les contours et le facies sont relativement bien connus, de telle sorte que l'on sait quelle est la part qu'il faut faire à l'influence de la température. Une première zone arctique est caractérisée principalement par l'absence des Ammonites des groupes des *Lytoceras*, *Phylloceras* et *Simoceras*, par la présence d'Acéphales du genre *Aucella*, par la fréquence de certaines Belemnites (*B. excentricus*) et l'absence des Coraux. Cette mer froide envoie vers le sud des bras dont le plus important est le bassin de Moscou, qui par des détroits communique avec une vaste Méditerranée, où les massifs de l'Europe occidentale figurent comme un archipel. Cette mer intérieure est divisée en deux par la limite des zones climatériques. La portion nord fait la transition entre la zone arctique et la région sud. Celle-ci présente le facies dit *alpin* répandu dans la France méridionale, l'Espagne, l'Italie, les Alpes, les Carpathes et la Dobroudja; il a sa limite méridionale en Algérie, en Asie-Mineure; par l'Égypte il pénètre jusqu'en Mozambique, à Madagascar et aux Indes. Il est défini par l'abondance des Ammonites précédemment citées et par le développement des récifs coralliens. Ces divers facies se prolongent sur tout le pourtour du globe, à des latitudes analogues, malgré les barrières formées par de vastes continents. Vers le sud, dans l'hémisphère méridional, le facies tempéré reparait et l'on retrouve même des Aucelles

(1) Renault, *Cours de Botanique fossile*.

dans la Nouvelle-Zélande; la région du Cap, l'Amérique du Sud, l'Australie, appartiennent à ce facies tempéré austral (Neumayr).

Les Coraux se rapprochent de plus en plus des formes actuelles et paraissent exiger les mêmes conditions de température pour former des récifs importants.

Leur limite septentrionale s'est notablement reportée vers le Sud : le phénomène est d'ordre très général, et ne tient pas, comme on pourrait le croire, uniquement au soulèvement qui se manifeste, par exemple, dans le bassin de Paris à la fin de la période, et dont l'effet est l'apparition d'un régime vaseux défavorable à l'établissement des récifs. Vers l'époque du Rauracien, les constructions coralliennes sont déjà bien plus méridionales que pendant le carbonifère. Elles abondent sur le pourtour du bassin de Paris, dans le Sud de l'Angleterre, en Suisse, en Souabe, en Galicie. Pendant la période tithonique, on les voit dans la région du Jura et des Alpes.

Climat de l'époque cretacée. — Le Cretacé, et surtout le Cretacé supérieur, montrent, en ce qui concerne la faune marine, exactement les mêmes zones climatériques que le Jurassique, mais mieux accusées encore : les limites sont les mêmes dans leurs lignes générales, seulement leur contour s'est regularisé et tend à se rapprocher des parallèles géographiques.

Les zones de répartition ne sont pas moins nettes en ce qui concerne la flore, qui, comme nous l'avons vu, n'a pas donné de resultats intéressants depuis le Carbonifère. Maintenant au contraire l'evolution des formes vegetatives s'accentue et leur distribution est importante. Les Sapins font leur apparition au Groenland, à 70° de latitude, et les premières Angiospermes, encore peu différenciées, se montrent dans le Cretace du Portugal (de Saporta, 1891).

Les récifs coralliens continuent à reculer vers le Sud : les calcaires turoniens à Rudistes, qui les representent avec leur plus beau developpement, se montrent dans les Corbières, en Provence, dans le Salzkammergut et les Alpes de Styrie. Ils ne se retrouvent plus à la fin de la période crétacée, car les régions en question sont occupees par des formations lacustres ou saumâtres.

Climat de l'époque tertiaire. — Nous arrivons à la période tertiaire. Ici les documents deviennent de plus en plus nombreux et précis.

Pendant l'*Eocène* et l'*Oligocene*, la limite septentrionale des coraux reste sensiblement la même que pendant le Crétacé : on les retrouve dans les Corbières, en Suisse, dans le Vicentin, etc., ils se rapprochent graduellement des formes actuelles. Les plantes que nous considérons comme caractéristiques d'un climat tropical comme les palmiers et les bananiers ne s'étendent pas au delà du nord de l'Angleterre et de l'Allemagne.

L'*Oligocène* et le *Miocène* ont été l'objet de discussions approfondies au point de vue qui nous occupe. Dans l'Europe centrale, les Mammifères et les Coraux ont des caractères tropicaux. Les Mollusques marins sont tropicaux avec des formes qui ont persisté dans la Méditerranée actuelle, les Mollusques d'eau douce et terrestres, les Insectes et les Plantes sont subtropicaux dans l'Oligocène et le Miocène inférieur, puis prennent les caractères de la faune sud-européenne; les Oiseaux sont peu différents des formes actuelles, mais comprennent aussi des formes tropicales. En somme, le climat était chaud, et surtout les hivers étaient doux comme le prouve la répartition des plantes fossiles dans les dépôts annuels des lacs du Midi.

Les régions boréales avaient à cette époque un climat tempéré : les plantes de la terre de Grinnel à 83° de latitude nord, celles de l'Islande, du Spitzberg, etc., étudiées par Heer, sont des Pins, des Ormes, des Nymphacées, des Cyperus, des Carex, des Potamogeton. Au Spitzberg, par 70°, on trouve même des Magnolia, des Gingko qui caractérisent la flore tempérée chaude. Heer a montré que cette flore nécessite une température moyenne supérieure de 17° 1/2 à celle qui est réalisée actuellement, et la différence va même jusqu'à 28° pour la terre de Grinnel.

Mais, comme le montre Neumayr, ces conclusions ne sont vraies que

pour l'Europe. L'abaissement de température est bien plus marqué à l'époque miocène, dans l'Amérique du Nord et du Sud : l'Europe avait alors probablement un climat beaucoup plus doux que les autres parties du monde. Dans la partie centrale de l'Amérique du Nord, et surtout au Chili, la température ne semble guère avoir été plus élevée qu'à l'époque actuelle.

Dès le *Miocène supérieur*, les Coraux de récifs ont quitté définitivement l'Europe ; les derniers se trouvent à Malte et dans l'Asie Mineure. Pendant le *Pliocène* on ne les retrouve que dans la mer Rouge, c'est-à-dire qu'ils ont atteint la limite à laquelle ils se sont maintenus de nos jours. La flore pliocène de France, avec ses Bambous, ses Lauriers, est encore une flore chaude ; les plantes qui ne dépassent pas de nos jours le 35e degré arrivaient alors jusqu'au 40e. Mais les éléments tempérés qui vivent actuellement dans les mêmes régions sont déjà abondamment représentés.

Climat du Pliocène et du Quaternaire. — Nous arrivons ainsi à une époque très rapprochée de nous où les éléments de comparaison sont directement tirés de la nature actuelle, et permettent ainsi des inductions plus précises.

En Angleterre, les dépôts marins se succèdent sans interruption en certains points à partir du Pliocène. Or d'une part presque toutes les coquilles marines du Pliocène et du Quaternaire sont identiques ou du moins très semblables à des formes actuellement existantes. Mais de ces formes, les unes sont actuellement localisées dans les mers boréales, qu'elles habitaient aussi déjà à cette époque : les autres ont persisté sur les mêmes côtes, d'autres enfin ont émigré vers le Sud. Le fait interessant à rechercher c'est l'ordre de succession de ces formes. Au début de l'époque pliocène, dans le Coralline crag, les espèces des mers chaudes ont déjà complètement disparu ; à leur place on trouve des formes tempérees (*Terebratulina caput serpentis*, *Voluta Lamberti*, *Astarte Omalii*. Peu à peu les formes arctiques font leur apparition avec *Trophon antiquum* dans le Crag rouge, *Cyprina islandica* dans le Crag de Norwich, en même temps que des formes comme *Cardium edule*, *Turritella communis* qui ont persisté dans les mêmes mers.

Le Crag d'Anvers, avec des formes des mers temperées actuelles comme *Chenopus pes pelicani*, *Isocardia cor*, *Saxicava arctica*, montre aussi des formes froides comme *Lucina borealis*. L'existence de courants froids venus du Nord, et amenant progressivement les formes arctiques ne peut donc être mise en doute Néanmoins, malgré le refroidissement progressif, la température sur la terre ferme était encore, à l'epoque du *Forest-bed*, sensiblement aussi chaude qu'à l'époque actuelle, comme le montre l'étude de la flore et celle des coquilles terrestres.

A un niveau plus élevé encore se trouvent les dépôts de l'époque glaciaire. Les couches relevées de Yorkshire, de l'Écosse, du pays de Galles, le *Boulder-Clay* qui couvre une grande partie de la Russie et de l'Allemagne du Nord, renferment des fossiles marins, les uns identiques aux formes actuelles des mêmes régions (*Cardium edule*, *Ostrea edulis*, *Buccinum undatum*, *Murex erinaceus*), les autres ayant un caractère nettement arctique comme *Leda rostrata*, *Fusus carinatus*, *Yoldia arctica*.

Le phénomène de refoulement des formes préexistantes vers le Sud, et l'arrivée de formes nouvelles venues du Nord, s'accentue donc progressivement pendant une grande partie de la période quaternaire. Il semble presque évident que l'on doit conclure de ces faits qu'un refroidissement sensible du climat et l'existence de courants venus du Nord ont amené une descente de la faune arctique sous les latitudes moyennes. Néanmoins quelques naturalistes avaient cru pouvoir admettre au contraire que la faune quaternaire serait autochthone et aurait produit au contraire par émigration vers le Nord la faune arctique actuelle. Ce phénomène serait alors à rapprocher de celui qui aurait amené le peuplement des grandes profondeurs par des colonies de la faune littorale et expliquerait la présence de formes communes à la zone boréale et la zone abyssale comme *Rhizocrinus*, *Brisinga* et de nombreux Mollusques.

Mais ces vues ingénieuses ne sont pas confirmées : elles sont en contradiction avec des faits nombreux. Le refroidissement de la terre à l'époque glaciaire quaternaire est un fait général et si bien constaté que Penck a pu tracer la limite des neiges éternelles dans les principales régions montagneuses, et montrer que cette ligne était beaucoup plus basse qu'à l'époque actuelle. L'invasion des régions tempérées par les formes arctiques porte du reste non seulement sur la faune marine, mais aussi sur les formes terrestres et surtout sur la flore qui donne ici des renseignements précieux : les végétaux de l'époque glaciaire, comme *Betula nana*, *Hypnum groenlandicum*, *Hypnum sarmentosum*, sont des plantes arctiques succédant aux Sapins, aux Ifs, etc., qui constituent une flore tempérée, et qui ont émigré momentanément vers le Sud pour revenir ensuite dans nos régions.

L'hypothèse de la formation locale de la faune arctique ne saurait en aucune façon expliquer l'émigration vers le Sud de la faune et de la flore précédentes, et le retour d'une partie de ces formes à la fin de la période des grands glaciers. La faune arctique a dû prendre naissance dans les régions boréales.

La conclusion de tout ce qui précède ressort avec une évidence absolue. L'étude de la faune et de la flore montre qu'il s'est opéré, à la surface de la terre, un refroidissement graduel depuis les périodes anciennes. Les zones climatériques, assez peu distinctes au début pour que leur existence ait été mise en doute et soit encore discutable, vont en s'accentuant jusqu'à l'époque actuelle. En ce qui concerne l'Europe, la période qui a immédiatement précédé celle où nous vivons a été la seule qui fût plus froide en moyenne de quelques degrés.

Cette loi est bien connue de tout le monde ; elle a été bien souvent formulée. Mais il nous a paru intéressant de montrer que, dans ces dernières années, les comparaisons paléontologiques ayant pour objet les inductions relatives aux conditions climatériques des époques anciennes sont conduites avec un soin minutieux par les observateurs les plus expérimentés. Ce n'est pas tout en effet que d'indiquer en bloc dans quel sens se sont manifestés les phénomènes ; l'on cherche aujourd'hui à pousser la précision aussi loin que possible, et à se faire une idée des circonstances multiples qui ont amené la constitution des faunes et des flores variées que nous rencontrons dans les diverses formations de toutes les régions du globe.

CHAPITRE V

PROCÉDÉS DE FOSSILISATION

Conditions nécessaires pour la fossilisation. — La *fossilisation* est l'ensemble des phénomènes par suite desquels les restes

ou les empreintes des animaux ou des plantes sont conservés dans les couches géologiques.

La première condition pour que les restes organiques aient laissé quelques traces est que les êtres auxquels ils ont appartenu ne soient pas maintenus trop longtemps à l'air libre pendant la période qui suit immédiatement leur mort. La décomposition de toutes les matières protoplasmiques est un fait d'observation courante sur lequel il n'est pas besoin d'insister.

On ne connaît guère qu'un exemple de cas où des animaux éteints ont été conservés intacts avec leurs parties molles : c'est le cas du Mammouth (*Elephas primigenius*) trouvé en Sibérie dans des blocs de glace qui l'ont protégé contre toute altération.

Des matières beaucoup plus résistantes que le protoplasma, comme les os, les coquilles et la cellulose des plantes, se désagrègent aussi à l'air au bout d'un laps de temps plus ou moins long. Neumayr cite par exemple un fait intéressant signalé par Marcou. Les Buffles tendent à disparaître des prairies de l'Amérique du Nord et sont refoulés de plus en plus, à mesure que les contrées qu'ils habitaient deviennent de plus en plus peuplées. Or l'on trouve encore, épars sur le sol, les squelettes de ces animaux dans les régions qu'ils ont abandonnées depuis moins de vingt ans; si leur disparition est plus ancienne, les ossements ont complètement disparu.

La condition essentielle pour que des êtres soient trouvés à l'état fossile est donc que les débris aient été rapidement enfouis sous la terre ou conservés sous les eaux.

La seconde de ces conditions n'est pas suffisante à elle seule La cellulose est attaquée dans l'eau par les bactéries et les débris végétaux peuvent pourrir à la longue sans laisser de traces. Il en est de même des substances chitineuses ou cornées des animaux. D'autre part, pour ce qui concerne les parties calcaires de ces derniers, le carbonate de chaux étant dissous par l'eau chargée d'acide carbonique, les os et les coquilles disparaissent a la longue dans l'eau douce ou l'eau de mer. Ainsi, à l'époque actuelle, il peut arriver que l'on ne trouve dans les grands fonds aucune des coquilles provenant des Mollusques ou des Foraminifères si nombreux à la surface; ces débris sont dissous avant d'atteindre le fond de la mer, ils se rencontrent au contraire en grande abondance lorsque le fond se relève.

Il faut donc que les débris qui se trouvent dans l'eau ou y ont été apportés soient recouverts par les sédiments au bout d'un temps relativement court; et, même alors, ils ne sont pas à l'a-

bri de la destruction. Lorsque les dépôts fossilifères sont relevés, ils sont de nouveau exposés à l'action des eaux de pluie dont les propriétés dissolvantes sont très actives et les matériaux calcaires peuvent disparaître de nouveau. Nous avons indiqué enfin, pour ce qui concerne les animaux de l'époque précambrienne, que des phénomènes thermiques et chimiques avaient tellement altéré la nature de la roche, que toute trace d'êtres vivants avait dû disparaître.

Cela posé, nous allons exposer rapidement les procédés qui ont permis la fossilisation des animaux et des plantes.

Fossilisation des animaux. — Dans les cas les plus favorables, l'organisme entier, y compris les parties molles, a laissé des empreintes qui permettent d'en rétablir le contour et même d'observer quelques points de l'organisation. Les localités privilégiées où ce phénomène est réalisé sont célèbres. Le cas le plus connu est celui des Schistes lithographiques du Jurassique supérieur en Souabe. A Kellheim, Eichstadt, et surtout Solenhofen, on a retrouvé, avec des multitudes de fossiles provenant des parties dures des animaux, des empreintes provenant de Méduses appartenant à plusieurs espèces, des Céphalopodes nus dont la poche à encre, avec son canal, est bien reconnaissable, la sépia étant transformée en un amas de fines granulations charbonneuses. La roche consiste en un calcaire lithographique schisteux à grain extrêmement fin, qui a dû se déposer sous forme de vase liante dans des lagunes tranquilles. Le calcaire lithographique de Cerin, dans l'Ain, a fourni de magnifiques échantillons de même nature. Les parties molles des Belemnitidés ont aussi laissé des empreintes en Angleterre.

Ordinairement les parties dures seules ont laissé des traces dans la roche qui les a recouvertes. Il faut diviser ces substances en deux groupes.

Le premier groupe renferme des matières d'origine purement organique, comme la *chitine* et la *conchyoline*. Ces substances sont attaquées à la longue par les agents de désagrégation, mais peuvent résister assez longtemps pour laisser, avant leur disparition, des empreintes en creux, ou bien ils se transforment en des dépôts charbonneux qui reproduisent fidèlement leur forme. Les localités de la Bavière que nous venons de citer renferment des Crustacés, des Arachnides et de Insectes admirablement conservés. Ces derniers animaux se rencontrent aussi par milliers dans les dépôts lacustres d'Aix, d'Armissan, qui datent de l'Oligocène, d'Œningen (Bade), de Florissant (Colorado), (Miocène). Parmi les empreintes provenant de substances chitineuses, il faut citer encore les Graptolites, colonies d'hydraires qui abondent dans les couches siluriennes de Bohême, de Suède et d'Amérique.

Les coquilles, le test des Echinodermes, les os des Vertébrés sont formés de sels calcaires mélangés avec une substance organique, la conchyoline ou l'osséine. La partie minérale est constituée par du carbonate de chaux à l'état d'arragonite ou de calcite, ou par un mélange de carbonate et de phosphate. En général, la substance organique est détruite rapidement après la mort de l'animal. Les débris considérés, coquille ou ossements, restent alors parfois poreux. Mais ordinairement l'eau chargée de sels calcaires pénètre dans les interstices ainsi produits et les sels (carbonates ou phosphates) se déposent de telle sorte que le débris considéré devient homogène.

Très fréquemment, pendant le dépôt sur le fond où le débris organique est posé, la roche en formation pénètre dans les cavités qui restent entre les parties dures; les interstices entre les parties du squelette des Coralliaires, la cavité viscérale des Oursins, l'espace contenu dans la coquille des Mollusques et des Brachiopodes sont ainsi remplis fréquemment par une substance identique à la roche avoisinante : ce sera du carbonate de chaux,

de l'argile, du grès; plus rarement de la silice, de l'oxyde de fer, du phosphate de chaux. Le test préexistant peut être aussi conservé, mais souvent il disparaît dissous par les eaux chargées d'acide carbonique. Dans ce cas le fossile se retrouve à l'état de *moule interne*. Si le test est mince, l'examen du moule interne pourra suffire pour qu'on puisse se faire une idée de la coquille elle-même; c'est ce qui arrive notamment pour les Ammonites qui se rencontrent généralement à cet état; mais souvent aussi l'intérieur de la cavité d'un fossile ne donne qu'une idée vague des détails de l'extérieur, et la détermination présente de grandes difficultés : c'est le cas de beaucoup d'Acéphales et de Gastéropodes.

Un fossile quelconque laisse naturellement une empreinte sur la roche où il est contenu; cette empreinte figure un *moule externe* du fossile. Le moule interne et le moule externe sont fréquemment associés; dans ce cas il est parfois possible de reproduire artificiellement la forme du fossile lui-même : il faut pour cela couler du plâtre ou de la cire dans l'intervalle laissé vide, et dissoudre la roche par un acide. Cette manipulation délicate demande de grandes précautions.

De tels moulages produits par une substance étrangère se produisent parfois d'eux-mêmes dans la nature. Les eaux chargées de matières minérales laissent parfois déposer ces matières à la place du carbonate de chaux dissous; le fossile est alors restauré généralement en silice ou en oxyde de fer; ce fait se produit par exemple pour les Éponges calcaires dont les spicules sont fréquemment transformés en spicules siliceux; pour des Mollusques, les Polypiers et surtout pour les Brachiopodes.

Dans ces divers cas, en faisant dissoudre lentement et avec précaution la roche ambiante dans un acide faible, on obtient de magnifiques préparations qui permettent de trouver des détails qui auraient échappé sans cette circonstance. Pour les Brachiopodes en particulier, lorsque l'appareil brachial est siliceux, on peut le dégager par ce procédé.

Un cas intéressant et tout à fait exceptionnel est celui de l'inclusion des fossiles dans l'*ambre* qui s'est produite à l'époque oligocène. Cette substance est une substance résineuse sécrétée par une espèce de pin (*Pinus succinifer*). Elle s'est produite en grande abondance, à un état de fluidité telle qu'elle a englobé des quantités énormes d'Insectes, d'Arachnides, de Myriapodes, qui ont été conservés avec les détails les plus minutieux de leur organisation. L'ambre forme des amas importants dans les provinces Baltiques où elle a été exploitée de toute antiquité.

Fossilisation des végétaux. — La fossilisation des végétaux se fait suivant des procédés assez différents, ce qui s'explique par la nature toute spéciale de leurs tissus. Les cellules des végétaux ont des membranes formées de cellulose pure ou imprégnée de substances variées, ou même transformée plus ou moins complètement; mais ce n'est que dans des cas très rares qu'elle s'incruste de calcaire ou de silice (Algues, Équisétacées). A la surface du sol ou dans l'eau, ces substances fermentent et la plante disparaît généralement à moins d'être fossilisée.

Les fossiles végétaux se rencontrent souvent à l'état de moule. Les végétaux, lorsqu'ils tombent sur un sol suffisamment plastique, déterminent une empreinte. Si le débris végétal est ensuite enlevé, et si un nouvel apport de sédiments d'une nature un peu différente vient le remplacer, il donnera un moulage en relief de l'objet qui a disparu. Plus fréquemment les débris végétaux subsistent au contraire pendant que le dépôt se continue. On trouve alors une double empreinte en creux et en relief. Entre les deux, la matière végétale peut n'avoir laissé aucune trace; mais souvent aussi elle est transformée en une substance noirâtre, riche en acide ulmique, qui, dans les cas les plus favorables, a conservé la structure des tissus préexistants. D'autres fois si la roche ambiante est poreuse, le vide laissé par la fermentation des matières organiques est rempli par des substances minérales dissoutes ou tenues en suspension dans les eaux qui ont pénétré dans ces interstices : c'est un phénomène identique à celui que nous avons vu à propos

des fossiles animaux. La matière en question sera en général du carbonate de chaux ; parfois aussi du silicate de magnésie, du bisulfure de fer, du carbonate de cuivre, etc., ou bien encore des particules argileuses ou sableuses.

La conservation est portée à un degré bien plus grand si l'eau tenant en dissolution des matières minérales a pu pénétrer jusqu'à l'intérieur des tissus. La silice, le carbonate et le phosphate de chaux remplissent tous les vides constitués par les cavités des éléments anatomiques. Cette pétrification a pu se produire tantôt sur les végétaux encore en place, tantôt sur des débris transportés et accumulés dans des eaux lacustres fortement chargées de matières minérales. Dans ces échantillons la cellulose et ses dérivés ont été parfois conservés avec tous leurs ornements, et des coupes minces donnent exactement les mêmes détails que les coupes faites sur les tissus vivants ou desséchés. Si au contraire ces fossiles ont été exposés à l'air, la fermentation a plus ou moins complètement détruit la matière organique, et l'on n'a plus que le moulage, fortement poreux, de l'ensemble des cavités du tissu. Dans ce cas, avant de faire les coupes, on remplit ces cavités par une substance fluide capable de durcir et de rendre à l'objet la compacité nécessaire.

Les végétaux sont souvent conservés, en masse considérable, sans l'intervention de matière minérale, à l'état de *lignite*, de *tourbe* ou de *houille*. Ces produits proviennent de la fermentation incomplète des matières végétales. La structure microscopique est alors souvent conservée d'une manière remarquable ; pour l'étudier il faut pratiquer les coupes minces que l'on éclaircit par des procédés chimiques et qu'on étudie au microscope par transparence. On trouvera des détails sur cette technique, trop compliquée pour que nous puissions l'exposer ici, dans les ouvrages de M. Renault.

CHAPITRE VI

CLASSIFICATION DES ASSISES GÉOLOGIQUES. — CARACTÈRES PALÉONTOLOGIQUES DES GRANDES PÉRIODES

Le tableau très résumé de classification des assises sédimentaires que nous présentons ici est conforme à celui qui est adopté actuellement au Laboratoire de Géologie de la Sorbonne.

Les divisions, en Stratigraphie, sont déterminées à la fois par les grands mouvements du sol, qui ont eu pour conséquence les modifications importantes dans la configuration des mers et le relief des continents, et par les changements plus ou moins prononcés dans la flore et la faune, qui sont aussi en relation avec les phénomènes précédents.

Nous n'avons pas à examiner ici ces questions qui constituent l'objet de la Géologie stratigraphique. Nous allons seulement examiner brièvement quelles sont les formes qui ont prédominé aux différentes époques, et qui leur donnent leur caractère paléontologique spécial. Dans les chapitres suivants, lorsqu'un groupe joue en Géologie un rôle important, nous indiquerons sa répartition dans les différentes formations.

Ère primaire. — Dès l'Ère primaire toutes les classes des deux règnes ont déjà fait leur apparition (en s'en tenant, bien entendu,

à celles qui peuvent être conservées à l'état fossile) à l'exception des Mammifères, des Oiseaux et des Angiospermes. Mais tous les grands groupes prépondérants à cette époque par le nombre des formes et des individus ont disparu, ou à peu près, ou se sont profondément modifiés après le Permien, tandis que ce sont les formes peu abondantes à l'époque primaire qui ont persisté en prenant une grande extension. Parmi les Cœlentérés, les formes prédominantes sont les Graptolites, les Stromatoporoïdes et les Tétracoralliaires. Parmi les Échinodermes, ce sont les Cystidés, les Blastoïdes et les Crinoïdes. Les Échinides sont représentés exclusivement par des Holostomes Diplacidés.

La faune des *Arthropodes* consiste principalement en Phyllocarides, formes intermédiaires entre les Entomostracés et les Malacostracés, et dont un seul représentant, le genre *Nebalia*, a persisté; en Trilobites, limités exclusivement à l'ère paléozoïque; en Mérostomes, qui ont tous disparu sauf le genre *Limulus*.

Les *Brachiopodes* sont très riches en genres et en espèces; tous les groupes qui ont vécu ultérieurement sont déjà représentés, et de plus on trouve des familles éteintes, comme les Orthisidés et les Productidés. Parmi les *Céphalopodes*, dominent les Tétrabranchiaux et les Goniatites. La faune des Gastéropodes et des Acéphales n'a pas de caractère distinctif bien tranché; il faut signaler cependant l'absence de Prosobranches Siphonostomes.

Les Vertébrés sont représentés principalement par des Poissons et par des Batraciens appartenant presque tous à un ordre éteint, celui des Stégocéphales. Mais les Reptiles véritables ont fait leur apparition quoiqu'ils soient encore très rares.

La flore consiste en Cryptogames vasculaires de grande taille, et en Gymnospermes des groupes des Cordaïtes et des Cycadées.

Ère secondaire. — Dès le début de l'ère secondaire, la faune est profondément modifiée. Les Tétracoralliaires, les Graptolites, les Cystidés, les Blastoïdes, les Productidés et les Orthisidés, les Trilobites ont complètement disparu. D'autres groupes ne sont plus représentés que par un seul genre : ainsi les genres *Nautilus*, parmi les Tétrabranchiaux, et *Limulus* parmi les Mérostomes, ont persisté jusqu'à l'époque actuelle. *Tetracidaris*, dernier réprésentant des Échinides Tétraplacidés, se trouve dans le Néocomien. Les Hexacoralliaires deviennent extrêmement abondants depuis le Trias. Les Crinoïdes mésozoïques sont tous des types nouveaux, qui se rattachent plus ou moins étroitement aux types anciens. Tous les Échinides, à l'exception de *Tetracidaris*, sont Diplacidés et prennent une importance qu'ils n'avaient pas eue à l'époque primaire.

CLASSIFICATION DES ASSISES SÉDIMENTAIRES

GROUPE MODERNE.

SYSTÈME PLEISTOCÈNE.	ACTUEL...........	Alluvions.
	QUATERNAIRE....	Diluvium. Glaciaire.

GROUPE TERTIAIRE OU NÉOZOIQUE.

NÉOGÈNE.

SYSTÈME PLIOCÈNE.	S. ARNUSIEN......	Crag de Norwich.
	M. ASTIEN........	Crag rouge.
	I. PLAISANCIEN...	Crag blanc.
SYSTÈME MIOCÈNE.	PONTIEN..........	Formations Aralo-Caspiennes, Pickermi, Léberon.
	SARMATIEN......	
	TORTONIEN.......	Faluns de Touraine et d'Aquitaine.
	HELVÉTIEN.......	
	LANGHIEN........	

EOGÈNE.

SYSTÈME OLIGOCÈNE.	S. AQUITANIEN....	Calcaire de Beauce.		
	I. TONGRIEN....	Sables de Fontainebleau. Calcaire de Brie.		Nummulitique.
SYSTÈME ÉOCÈNE.	S. LIGURIEN.....	Gypse.		
	M. PARISIEN......	Calcaire de Saint-Ouen. . .	BARTONIEN.	
		Sables de Beauchamp.... .		
		Calcaire grossier.......... .	LUTÉTIEN.	
	I. SUESSONIEN. ..	Sables de Cuise............	PANISÉLIEN.	
		Lignites du Soissonnais....	YPRÉSIEN.	
		Sables de Bracheux. *Rilly*..	LANDÉNIEN.	

GROUPE SECONDAIRE OU MÉSOZOIQUE.

SYSTÈME CRÉTACÉ.

Crétacé supérieur.

DANIEN........... = *Garumnien*..		Mons, Faxö, Calc. pisolithique.		
SÉNONIEN.......	S. MAESTRICHTIEN	Ciply, Maestricht.....	Craie à *Belemnitelles*.	Couches à Rudistes.
	M. CAMPANIEN ..	Reims, Meudon......		
	I. SANTONIEN ...	Cognac, Saintes......	Craie à *Micraster*.	
TURONIEN........	S. ANGOUMIEN...	Craie à *A. Requieni*.		
	I. LIGÉRIEN.....	Craie à *A. papalis*.		
CÉNOMANIEN.....	S. CARENTONIEN.	Craie à *A. Vibrayanus*. Marnes à *Ostracés*.		
	I. RHOTOMAGIEN.	Cr. à *Turrilites* et *Holaster*. Grès à *Trigonies*.		

Crétacé inférieur.

ALBIEN........... = *Gault*........			
APTIEN.......... .		*Hils*......	Urgonien.
NÉOCOMIEN.......	S. BARRÊMIEN...		
	M. HAUTERIVIEN.		
	I. VALANGINIEN..	*Wealdien*.	

SYSTÈME JURASSIQUE.

Jurassique supérieur.	PORTLANDIEN = TITHONIQUE.	Calc. de Berrias. C. de l'Echaillon. Diphyakalk.....	Jura blanc.	Malm.	Corallien du Jura et du bassin de Paris.	Schistes lithographiques de Bavière.
	KIMMERIDGIEN ...	S. VIRGULIEN ... M. PTÉROCÉRIEN.. I. ASTARTIEN ...				
	RAURACIEN......					
	OXFORDIEN.......					
	CALLOVIEN.......					
Jur. moyen.	BATHONIEN.......		Jura brun.	Dogger.		
	BAJOCIEN.......					
Jurass. inférieur.	LIAS.............	S. TOARCIEN .... M. LIASIEN ..... I. SINÉMURIEN...	Jura bleu.	Lias.		
	INFRA LIAS.... ..	S. HETTANGIEN.. I. RHÉTIEN				

SYSTÈME TRIASIQUE.

Facies german.	MARNES IRISÉES..	CARNIEN. NORIEN..	KEUPER pro parte..	Facies alpin.
	MUSCHELKALK ...	MUSCHELKALK ALPIN..... ..		
	GRÈS BIGARRÉS..	COUCHES DE WERFEN..........		

GROUPE PRIMAIRE OU PALÉOZOIQUE.

SYSTÈME PERMIEN.	SUPÉRIEUR.	Zechstein.		Calcaire à *Fusulines*.	Couches à *Productus* du Salt-Range de l'Inde.
	MOYEN	Rothliegendes.			
	INFÉRIEUR	Couches d'Autun.			
SYSTÈME CARBONIFÈRE.	SUPÉRIEUR... ..	Plateau central. ...	*Houiller.*		
	MOYEN	Bassin franco-belge.			
	INFÉRIEUR	Calcaire carbonifère.	*Culm.*		

SYSTÈME DÉVONIEN.	SUPÉRIEUR.......	FAMENNIEN .... FRASNIEN	Old-red Sandstone.
	MOYEN	GIVÉTIEN.......... EIFÉLIEN	
	INFÉRIEUR	COBLENTZIEN....... TAUNUSIEN........ GEDINIEN...	
SYSTÈME SILURIEN.	BOHÊMIEN........	E(F, G, H?)	Bohême.
	ORDOVICIEN......	D	
	CAMBRIEN........	C	

TERRAINS AZOÏQUES.

GROUPE PRÉCAMBRIEN.

GROUPE CRISTALLOPHYLLIEN.

Les fossiles les plus abondants de l'ère secondaire sont des Céphalopodes Dibranchiaux, les Cératites, les Ammonites et les Bélemnites. Les deux premiers types sont déjà représentés à l'époque Carbonifère, mais c'est surtout à l'époque Triasique qu'ils s'étendent dans les mers de l'Europe et de l'Amérique.

Dans les régions coralligènes vivaient des Acéphales très aberrants, les Rudistes, exclusivement limités à l'époque Crétacée.

La classe des *Reptiles* prend aussi une extension considérable. Tous les Ordres existant aujourd'hui sont déjà représentés, et de plus on trouve des Ordres disparus, comme les Ichthyosauriens, les Ptérosauriens, les Dinosauriens, etc., qui étaient précisément les plus abondants à l'époque secondaire. Les premiers *Mammifères* ont fait leur apparition dans le Trias. Tous les types mésozoïques de cet ordre qui sont des Marsupiaux, ou du moins des formes inférieures plus voisines des Aplacentaires que des Placentaires (Protothériens). L'Oiseau le plus anciennement connu (*Archæopteryx*) date du Jurassique supérieur. Les Oiseaux Mésozoïques sont pourvus de dents.

Les caractères de la flore sont marqués par l'extinction des grands Cryptogames vasculaires (Sigillariés, etc.) et des Cordaïtes, et par l'apparition des Conifères et des Angiospermes.

Ère Tertiaire. — Les changements qui se sont manifestés à la fin de l'époque secondaire sont moins profonds que ceux qui ont marqué son début. Le fait essentiel est la disparition des Ammonites et des Bélemnites qui sont remplacés par des formes beaucoup plus rares conduisant aux formes actuelles.

La classe des Reptiles est réduite à ceux des ordres déjà existant, qui ont persisté jusqu'à ce jour

Les Oiseaux Tertiaires sont dépourvus de dents. Les Mammifères, dès le début de l'époque tertiaire, présentent une très grande variété de formes, et l'on peut suivre leur évolution jusqu'à l'époque actuelle. Enfin la flore néozoïque présente avec la flore actuelle une grande analogie.

La distinction qui permet de séparer le système Pleistocène de l'Ère Tertiaire, sous le nom d'*Ère moderne*, est très peu marquée. Le principal caractère invoqué est l'apparition de l'homme. Mais il n'est nullement prouvé que l'homme n'ait pas existé déjà à l'époque Pliocène, et, si l'on en croit les recherches récentes d'Ameghino, il aurait existé dès l'époque Miocène dans l'Amérique du Sud.

IIe PARTIE

PALÉONTOLOGIE ANIMALE

1er EMBRANCHEMENT. — PROTOZOAIRES.

Animaux unicellulaires, parfois réunis en colonies. Corps protoplasmique présentant parfois des caractères de différenciation assez avancée, mais ne formant pas d'éléments associés en véritable tissu.

Les Protozoaires *nus* comme les Amibes, les Flagellifères, les Infusoires ciliés, les Grégarines, ne sont naturellement pas représentés à l'état fossile.

Sous-embranchement. — RHIZOPODES.

Protozoaires dont le corps protoplasmique est dépourvu de membrane, mais émet des prolongements ou pseudopodes très fins, pouvant parfois s'anastomoser en réseau, se rétracter et changer de forme.

Les Rhizopodes peuvent sécréter ou bien une enveloppe extérieure de nature calcaire ou chitineuse (*Foraminifères*), ou bien un squelette interne de soutien (*Radiolaires* et *Heliozoaires*). Les deux premiers de ces ordres sont connus à l'état fossile.

Classe I. — FORAMINIFÈRES.

Rhizopodes pourvus d'une enveloppe calcaire, plus rarement formée de particules étrangères agglutinées ou de chitine.

L'enveloppe ou *plasmostracum* est toujours percée d'une large ouverture et souvent, en outre, d'une multitude de pores très ténus par où le protoplasme sort de la loge et s'étend en pseudopodes. La coquille affecte toutes les formes imaginables, et peut être simple ou *monothalame*, c'est-à-dire formée d'une seule loge, ou bien composée ou *polythalame*, c'est-à-dire formée de nombreuses loges diversement ajustées.

§ 1. — Généralités.

Historique. — Le terme de *Foraminifères* a été créé par d'Orbigny (1826) qui, à l'exemple de ses prédécesseurs Cuvier, Lamarck, etc., considérait ces êtres comme des Céphalopodes, et créait pour eux un ordre dans cette classe. C'est Dujardin qui en 1835 reconnut leur véritable nature et démontra qu'ils sont formés simplement de protoplasme sans trace d'organes ou de tissu. Néanmoins la manière de voir de Cuvier et de d'Orbigny fut défendue longtemps par Ehrenberg contre toute évidence.

Les Foraminifères vivants et fossiles ont été l'objet de recherches approfondies de Carpenter, Max Schultze, Reuss, Terquem, Brady, Parker et Jones, Munier-Chalmas et Schlumberger. La plupart de ces auteurs ont eu en vue une délimitation précise des formes et l'établissement d'une classification satisfaisante.

L'espèce chez les Foraminifères. — L'espèce et le genre existent-ils réellement chez les Foraminifères? Quand on considère le degré de confusion où l'on est arrivé lorsqu'il s'agit de définir les genres et les espèces chez des animaux bien plus élevés et se reproduisant par œufs, on ne peut s'étonner de ce que le problème se présente chez les Foraminifères comme presque insoluble. Si l'on définit l'espèce comme une réunion des êtres issus des mêmes parents et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux, cette notion est inapplicable dans le cas actuel. Les termes de transition entre les divers types sont si nombreux, les caractères sont si fugitifs que l'on ne sait fréquemment, surtout dans les formes inférieures, sur quoi faire reposer la description des formes spécifiques. Brady a montré d'ailleurs que la même continuité existe dans bien des cas entre des formes assez dissemblables pour mériter des noms *génériques* spéciaux.

Cela explique comment pendant longtemps, sous l'empire des idées dominantes sur la fixité des espèces, on avait été amené à multiplier la dénomination, et à distinguer une foule innombrable de genres et d'espèces. Une réaction se produisit en Angleterre sous l'influence des idées Darwiniennes; et les observateurs tels que Carpenter, Parker et Jones, ont pris à cœur de condenser le plus possible la systématique en laissant aux groupes une grande élasticité. Mais ce n'est pas tout : pour distinguer les formes dissemblables, on a cru devoir commettre des infractions à la règle Linnéenne de la nomenclature binaire ;

l'essai fait en ce sens par Parker et Jones a cet intérêt qu'il met bien en lumière les relations intimes des diverses formes. Ces auteurs élargissent beaucoup l'idée d'espèce : ainsi pour prendre un exemple, le genre *Planorbulina* ne renferme plus que 2 espèces : l'espèce principale, *P. farcta*, comprendra une série nautiloïde, une série plan-convexe, etc., et chaque série se divise de nouveau en variétés qui sont les anciennes espèces décrites habituellement. La plupart des auteurs s'en tiennent aux conventions habituelles de classification, ils choisissent comme formes spécifiques celles qui présentent des différences facilement appréciables, sans établir des limites tranchées et des coupures absolues qui ne correspondraient à rien de réel.

Rien n'est capricieux d'ailleurs comme l'étendue des variations. Tandis que certaines formes chez ces animaux sont restées presque identiques depuis le Carbonifère, d'autres présentent au contraire une variabilité telle, que des caractères pouvant d'ordinaire servir à la distinction de genres ou même de familles se modifient graduellement d'un individu à l'autre et peuvent se changer avec l'âge chez un même individu; c'est ainsi qu'il existe des Foraminifères qui sont perforés dans le jeune âge, et deviennent apores quand ils sont plus âgés.

§ 2. — Description du test.

Structure du test. — La plupart des Foraminifères ont un test ou *plasmostracum calcaire*; quelques-uns ont une enveloppe siliceuse homogène, mais ils sont rares et appartiennent à des formes dont la plupart des représentants sont pourvus d'un test calcaire : on est donc porté à croire que, dans ce cas, le test est devenu siliceux par fossilisation.

Chez quelques Foraminifères actuels le test est simplement *chitineux* (Gromidés). Ces formes se trouvent surtout dans les eaux douces, mais certaines espèces qui sont normalement calcaires peuvent être chitineuses dans des eaux peu riches en sels calcaires, par exemple dans la mer Baltique. Les Foraminifères chitineux sont inconnus à l'état fossile.

Plus fréquemment le test est constitué par de très petits grains de sable agglutinés par du ciment calcaire; des fragments de Foraminifères, des spicules d'Eponges, des grains de calcaire, de feldspath, de péridot, etc., peuvent être aussi emprisonnés, mais le quartz domine généralement; les substances lourdes telles que le pyroxène sont toujours exclues. Les coquilles offrant cette structure sont dites *arénacées-siliceuses* ou *agglutinantes*. Elles ont probablement été formées au début par une enveloppe membraneuse où ont été emprisonnés les corps étrangers.

La nature des particules agglomérés dépend naturellement du milieu.

Les Foraminifères calcaires ou arénacés, quelle que soit leur forme, peuvent se ranger dans deux catégories : ils sont *imperforés* ou *perforés*.

Si l'on fait une coupe dans le test d'une Biloculine, par exemple, on voit que la substance qui le compose est compacte et homogène : l'intérieur ne communique avec l'extérieur que par une ouverture large et unique. Au contraire, dans les *Lagena*, *Orbulina*, *Nummulites*, etc., le test est percé d'une multitude de fins canalicules établissant la communication entre les loges voisines, même si celles-ci paraissent complètement closes, et mettant de plus en relation les loges périphériques avec l'extérieur. Ces canaux sont souvent simples et normaux à la surface des lames qu'ils traversent; d'autresfois ils se ramifient et s'anastomosent d'une manière plus ou moins compliquée (*Nummulites*, *Operculina*, etc.).

La plupart des Foraminifères perforés ont un test calcaire; quelques-uns cependant sont arénacés (*Lituolidés*); dans ce cas les canaux sont irréguliers et contournent les grains de sables dans toutes les directions ; cependant leurs ouvertures restent disposées avec une certaine régularité.

Le rôle physiologique des canalicules nous est connu par l'examen des formes vivantes perforees (*Globigerina*, *Orbulina*, etc.). Ils servent au passage de minces filets protoplasmiques qui traversent le plasmostracum et se prolongent au dehors en fin réticulum. La grande ouverture que présente constamment la dernière loge permet aussi au protoplasme d'entrer directement en relation avec l'extérieur.

Accroissement et enroulement des Foraminifères. — Pour suivre le développement des Foraminifères vivants, il suffit d'abandonner à elles-mêmes des algues dans de l'eau de mer, en un endroit frais; sur les algues se trouvent souvent des Foraminifères qui se multiplient et qu'on peut observer facilement.

Mais l'on a pu aussi se faire une idée du procédé d'accroissement, même chez des formes fossiles, soit directement en examinant les loges successives, soit en pratiquant des sections minces qui dans les formes compliquées permettent d'apercevoir les loges centrales, les premières formées. Dans tous les cas étudiés (sauf dans le genre *Orbulina*), il existe une *loge initiale* souvent sphérique, parfois allongée, communiquant avec l'extérieur par une large ouverture. Les bords de celle-ci peuvent s'allonger en forme de goulot : c'est le stade permanent dans le genre

Lagena, la forme adulte la plus simple qu'on puisse considérer (fig. 1, A). Chez *Trochammina* (B) le test se prolonge en un long tube sinueux, d'autres fois il se forme un canal plus ou moins allongé qui s'enroule autour de la loge initiale (*Miliolidés*). L'absence de suture entre ce canal et la loge initiale prouve que ce sont bien deux formations contemporaines. Le protoplasme sort par l'ouverture et forme une petite masse saillante qui sécrète de nouvelles parties solides.

Dans *Cornuspira* (fig. 2, A) la coquille s'enroule un grand nombre de fois sur elle-même, dans un même plan, sans se di-

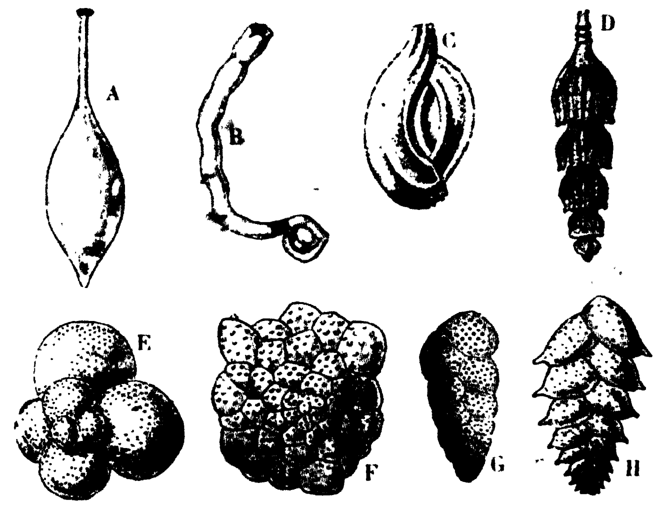


Fig. 1. — Enroulement des Foraminifères. — A, *Lagena clavata* d'Orb. ; B, *Trochammina filum* Schmid ; C, *Quinqueloculina Mariæ* d'Orb. ; D, *Nodosaria spinicosta* d'Orb. ; E, *Globigerina bulloïdes* d'Orb. ; F, *Planorbulina mediterranea* d'Orb. ; G, *Gaudryina siphonella* d'Orb. ; H, *Textularia Mariæ* d'Orb. (B, d'après Brady, les autres d'après d'Orbigny).

viser en loges ; la croissance est alors continue. Mais généralement il n'en est pas ainsi et l'accroissement se fait par périodes : Dans *Nodosaria* (fig. 1, D), la forme jeune est semblable à une *Lagena*, puis à un certain moment, le protoplasme déborde tout autour de l'ouverture, entoure le goulot et se porte assez loin en arrière : il sécrète ensuite une enveloppe qui constitue une nouvelle loge, s'ouvrant comme la première à l'extrémité d'un petit canal. Ce processus se continue pendant assez longtemps, et il peut se former ainsi 25 à 35 loges. Les formes où les loges restent ainsi disposées en série linéaire, sont assez nombreuses : la série peut être rectiligne (*Saccamina*, *Nodosaria*), ou courbée (*Dentalina*), disposée irrégulièrement (*Globigerina*

(fig. 1, E), en spire dans un plan (*Planorbulina*, F); elle peut manifester un enroulement hélicoïdal comme la coquille de certains Gastéropodes (*Bulimina*, fig. 7, E). Dans les *Vertebralina* (fig. 2, D) les premières loges sont en spirale, les dernières, bien plus larges, sont en ligne droite. Un degré de complication plus grand est offert par les formes où les loges bourgeonnent dans plusieurs directions de manière à former non plus une série linéaire, mais une figure plane plus compliquée. Ainsi dans *Frondicularia* il y a deux rangs de loges disposées symétriquement.

Il y a deux séries de loges alternant d'un côté à l'autre dans

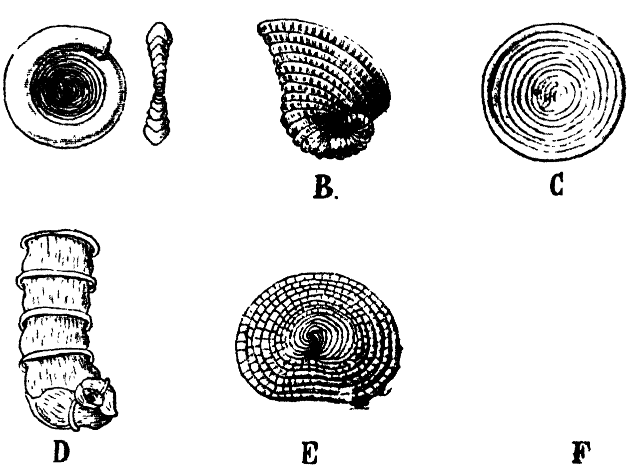


Fig. 2. — Enroulement des Foraminifères imperforés — A, *Cornuspira polygyra* Reuss; B, *Peneroplis planatus* Montf.; C, *Orbitolites complanatus* Lk.; D, *Vertebralina mucronata* d'Orb.; E, *Orbiculina numismalis* F, *Alveolina Bosci* d'Orb. (d'après Zittel).

Textularia, *Gaudryina* (fig. 1, G, H) et de nombreuses autres formes; chez *Peneroplis* (fig. 2, B), le test est formé de séries transversales de loges; l'accroissement se fait d'abord suivant une spire, qui bientôt se déroule, par suite de l'accroissement en largeur de plus en plus grand des séries frontales successives. A l'état jeune, une *Orbiculina* ressemble tout à fait à un *Peneroplis*, mais plus tard les nombreuses séries de loges s'élargissent tellement qu'elles enveloppent complètement les parties précédemment formées, et se disposent en cercles concentriques : la forme générale est alors discoïde (fig. 2, E). Les *Sorites* diffèrent des précédents en ce que la spire est réduite à deux petites loges qui entourent la loge initiale: immédiatement

commencent les zones concentriques. — Avec les *Orbitolites* (fig. 2, C) nous arrivons aux formes où le bourgeonnement se fait non plus dans un plan seulement, mais dans toutes les directions. Ce genre diffère du précédent en ce que, de part et d'autre d'un plan de loges analogue à celui qui constitue un *Sorites*, il se forme une ou plusieurs couches superposées de loges plus petites disposées aussi en cercles concentriques, de telle sorte que sur une coupe perpendiculaire à la surface, on trouve toujours plusieurs loges superposées.

Enfin, dans les Foraminifères les plus compliqués (*Alveolina* (fig. 2, F), *Nummulites*, *Amphistegina*, etc.), on doit considérer l'accroissement comme formé par la progression d'une lame continue qui s'enroule sur elle-même de manière à recouvrir les parties anciennes, soit complètement (*Areolina*, *Nummulites*, etc.), soit en formant une spire plus ou moins embrassante (*Polystomella*, *Operculina*). Les tours successifs sont divisés en loges par des cloisons plus ou moins compliquées. Nous décrirons ces particularités à propos de l'examen des principaux genres.

Doit-on, dans tous les cas, considérer les formes les plus compliquées comme constituant un seul individu ? N'y a-t-il pas lieu d'envisager quelquefois de véritables *colonies*? On sait qu'il existe chez les Protozoaires quelques types où les individus nés les uns des autres par blastogenèse successive ou scissiparité, restent unis par leurs pseudopodes (*Myxastrum radians*, etc.), ou bien, tout en restant entièrement fusionnés, se distinguent encore par leurs noyaux (Radiolaires polycyttaires). Dans les Foraminifères il est difficile de résoudre la question. Les formes polythalames n'ont longtemps qu'un seul noyau. Plus tard, on en découvre plusieurs, mais leur disposition ne correspond nullement à l'arrangement des loges.

Dimorphisme. — Dans un grand nombre de Foraminifères la forme peut varier avec l'âge, au point qu'en examinant divers stades d'un même individu, on pourrait se croire en présence de genres complètement differents. Ce phénomène obéit à certaines lois qui ont été étudiées par MM. Munier-Chalmas et Schlumberger. Le cas le plus simple est celui qui se présente chez les *Nummulites*.

Les espèces sont définies dans ces animaux au moyen de caractères nombreux tirés de la forme générale, des ornements, de l'enroulement de la spire et de la disposition des cloisons. Or dans chaque espèce ainsi déterminée, on rencontre deux séries de formes qui diffèrent par un caractère essentiel. Dans les individus de petite taille, il existe au centre de la spire une loge sphérique de dimension relativement grande. On convient d'appeler *mégasphère* cette loge (forme *A*). Dans les individus plus grands, la spire se continue bien plus loin à l'intérieur et la loge initiale est beaucoup plus petite, tout à fait invisible à l'œil nu. On l'appelle *microsphère* (forme *B*). Les individus de taille intermédiaire ont tantôt l'une, tantôt l'autre.

Il n'existe aucune transition entre les dimensions de ces deux sortes de loge centrale. (Voir pages 97 et 98 les fig. 10 et 11.) La mégasphère la plus petite est plus de dix fois supérieure à la microsphère la plus volumineuse. Tous les autres caractères des deux formes se reproduisent exactement et c'est d'une manière tout à fait exceptionnelle que M. Ficheur a pu décrire quelques formes à mégasphère qui n'avaient pas leur analogue dans les formes à microsphère. Il n'est pas douteux que chaque espèce ne soit représentée par la réunion des deux formes en question. Mais quelle interprétation doit leur être donnée? Ph. de la Harpe pensait qu'il s'agissait d'un dimorphisme sexuel; or tout ce que l'on connaît de la structure des Foraminifères vivants tend à faire rejeter l'hypothèse de la présence de sexes chez ces animaux. M. Munier-Chalmas a montré que les petites formes à mégasphère sont les jeunes des formes à microsphère. A mesure que les premières s'accroissent par apparition de parties nouvelles à la périphérie, la spire se prolonge en même temps à l'intérieur et s'enroule en dedans d'elle-même. M. Ficheur a découvert que parfois la croissance se compliquait d'une véritable métamorphose, et il a pu rapporter des individus à mégasphère à des types à microsphère dont les ornements étaient très différents, mais la spire et les tours internes de ces dernières reproduisaient l'aspect des formes plus jeunes. C'est ainsi que *N. Tchihatcheffi* est le jeune de *N. complanata* qui semble en différer considérablement.

MM. Munier-Chalmas et Schlumberger ont étendu ces résultats à d'autres groupes de Foraminifères. Le cas le mieux connu et le plus intéressant est celui des ***Miliolidés*** (1). L'étude de ces Foraminifères se fait en usant successivement le test de deux côtés, de manière à obtenir une section mince passant exactement par le centre. On constate alors qu'il existe pour chaque espèce une forme de petite taille à megasphère, que nous appellerons forme ***A***, et une forme plus grande à microsphère (forme ***B***). Mais ici le phénomène se complique et doit être décrit avec quelque détail (fig. 3).

Le type le plus simple qui soit réalisé chez les Miliolidés est le type *Biloculina* (1_A). De l'extérieur on n'aperçoit jamais que deux loges dont chacune occupe entièrement l'une des faces de l'animal. Les loges les plus anciennes, recouvertes par les plus récentes, sont aussi disposées de part et d'autre du centre : les loges se forment donc alternativement sur une face et sur l'autre et débordent chaque fois de toutes parts sur celles sur lesquelles elles s'appuient. La première de ces loges sériées communique avec la mégasphère par un canal étroit, plus ou moins long. Toutes les loges, à partir de celles-ci, ont la symétrie bilatérale; l'ouverture se trouve reportée successivement d'un pôle à l'autre : on appelle *axe de construction* la ligne qui joint ces deux pôles. Par cette ligne passe le plan de symétrie de toutes les loges. On appelle d'autre part *axe d'enroulement* une ligne idéale, passant par le centre, perpendiculaire au plan de symétrie, et autour de laquelle les loges s'enroulent en décrivant une sorte de spire. On peut donc dire que dans une Biloculine il y a *un plan de symétrie*, et *un axe d'enroulement :* les loges sont embrassantes et on n'en voit jamais que deux à l'extérieur.

Il n'en est pas de même dans les formes que nous allons maintenant examiner. En examinant des sections d'une *Triloculina* (2_A), on voit que les loges sont disposées non plus suivant deux séries opposées, mais suivant trois séries, de sorte que de l'extérieur, on peut apercevoir trois loges. La première loge est constituée comme chez les Biloculines; mais la seconde, au lieu de venir se placer en regard de la précédente, se porte de côté, et s'applique sur la mégasphère de telle sorte que son plan de symétrie fasse un angle de 120° avec celui de la première loge; son ouverture se trouve d'ailleurs au pôle opposé. La troisième loge subit un mouvement de torsion analogue et vient se placer à 120° des deux premières; la quatrième viendra

(1) *Note sur les Miliolidées trématophorées.* Bulletin Soc. géol., 3e série, t. XIII, 1885.

recouvrir la première et ainsi de suite. On observera ainsi *trois plans de symétrie ou trois directions d'enroulement*. Chacune des loges déborde sur

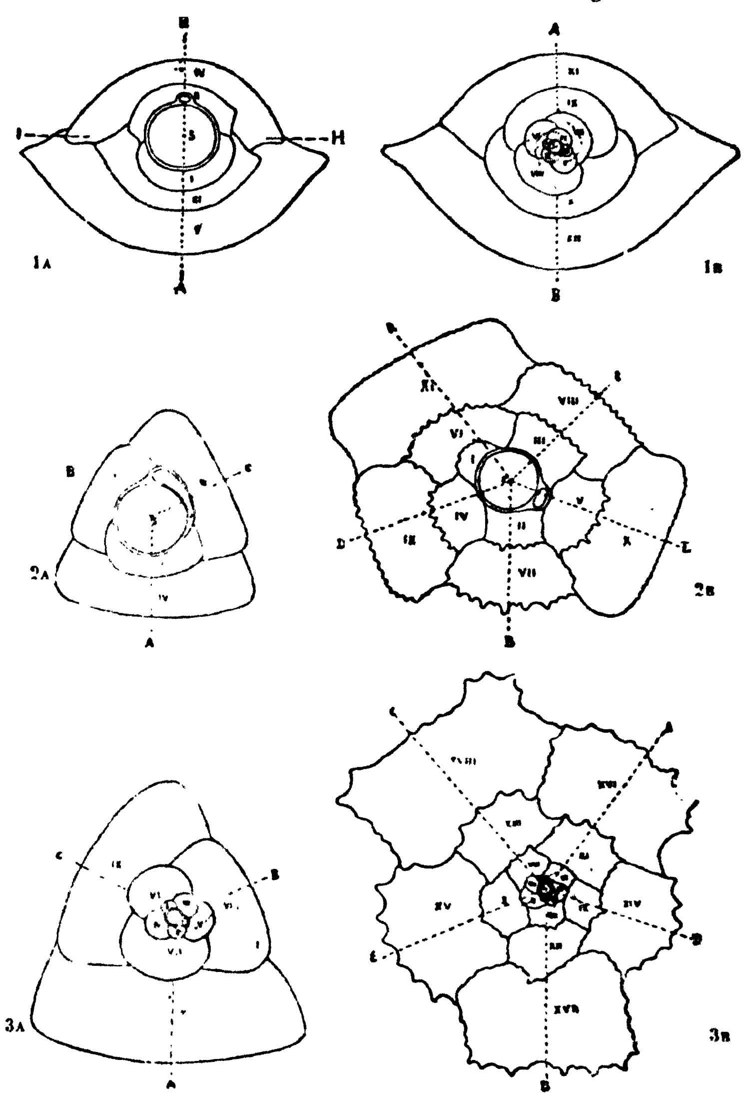


Fig. 3. — Dimorphisme des Miliolidés. — A formes à mégasphère; B, formes à microsphère; 1_A et 1_B *Biloculina Murrhyna*; 2_A et 2_B *Triloculina trigonula*; 3_A et 3_B *Pentellina saxorum*; S, loge initiale; A, B, C, D, E, directions successives des surfaces de symétrie; I, II, III, ... loges successives (Munier-Chalmas et Schlumberger).

celle sur laquelle elle s'appuie, de façon à l'empêcher d'être visible à l'extérieur.

Enfin dans les *Quinqueloculina* (3_A) il existe *cinq directions d'enroulement*; les plans de symétrie des loges successives forment entre eux des angles égaux à 2/5 de circonférence. Ainsi le premier cycle est complet quand on a fait deux fois le tour de la mégasphère et les loges qui se recouvrent ont des numéros d'ordre différant de cinq unités.

Nous n'avons examiné jusqu'ici que les formes à mégasphère. Voyons maintenant comment sont constituées celles où le centre est occupé par une *microsphère*. S'il s'agit d'une *Quinqueloculina* (3_B), il n'y a rien de nouveau à signaler : l'accroissement se produit comme dans les formes à mégasphère. Il n'en est pas de même si le test figure extérieurement l'aspect d'une Biloculine ou d'une Triloculine (1_B et 2_B). Dans ce cas les premières loges, au lieu d'être groupées par trois ou par deux autour de la microsphère, comme elles le sont à la périphérie sont disposées par cinq comme s'il s'agissait d'une Quinquéloculine; mais cet arrangement n'est que temporaire : après un tour de spire, les loges deviennent plus embrassantes, il n'y en a plus que quatre visibles à l'extérieur; chez les Triloculines, les loges VIII, IX et X sont normales, et chez les Biloculines, les loges IX et X sont disposées en symétrie bilatérale. Quant aux Quinqueloculines, il est bien évident que la disposition embryonnaire est moins profondément modifiée : il est toujours facile cependant de distinguer les deux formes *A* et *B*, car dans la seconde les cinq premières loges réunies atteignent à peine le volume d'une mégasphère, et de plus les plans de symétrie de ces loges ne coïncident pas avec ceux des suivantes : il peut même y avoir plusieurs cycles initiaux ainsi disposés.

Polymorphisme initial. — Il ne faut pas confondre le dimorphisme qui est constant dans tous les genres, avec un autre phénomène beaucoup plus rare, que MM. Munier-Chalmas et Schlumberger ont nommé *polymorphisme initial* et qui existe seulement dans les Miliolides *trématophorés* que nous décrirons plus loin. Ce fait consiste en ce que des formes à *mégasphère* biloculinaires et en tout semblables extérieurement, présentent à l'intérieur tantôt la disposition des Biloculines, tantôt celle des Triloculines ou des Quinquéloculines : dans quelques cas très rares on trouve même quatre loges autour de la mégasphère. La forme *B* à microsphère coexiste avec cette forme à mégasphère variable : elle présente toujours à l'intérieur la disposition quinqueloculinaire.

La modification dans la disposition des loges peut dans quelques cas se poursuivre pendant presque toute la durée de la vie de l'individu. Dans ce cas la dernière loge peut arriver à faire le tour complet des loges preformées : l'animal arrive alors au stade *monoloculinaire*.

§ 3. — Classification.

Historique. — Les diverses classifications qui ont été proposées pour les Foraminifères sont fondées sur trois caractères principaux : 1° l'arrangement des loges et la forme de la coquille, 2° la nature du test (calcaire ou siliceux), 3° la structure du test (perforé ou imperforé).

D'Orbigny et Max Schultze, qui connaissaient peu de choses sur la structure du test, se sont appuyés uniquement sur la forme extérieure. Ce procédé de groupement ne peut être conservé, car des transitions graduelles existent entre des formes semblables à tous égards et où les variations dans le mode d'enroulement sont tout à fait graduelles. Ainsi les différentes espèces de *Nodosarina* seraient réparties dans diverses familles.

Reuss a mis en première ligne la matière calcaire ou siliceuse de la co-

quille. Nous savons que ce caractère varie dans une même forme suivant la nature du milieu.

Carpenter attache à la structure une importance prépondérante : il divise les Foraminifères en *Perforés* et *Imperforés*, ces deux groupes comprenant chacun des formes calcaires et des formes arénacées. Il fait ensuite intervenir la présence ou l'absence de squelette supplémentaire, puis l'arrangement du système de canalicules.

Jusqu'à ce jour, on a généralement adopté les deux grandes coupures proposées par Carpenter, mais en attachant plus d'importance à la forme extérieure que ne faisait cet auteur, et en tenant compte autant que possible du mode de développement de l'animal.

Tout récemment Brady (1) a proposé un nouveau système, qui, d'après l'auteur, aurait reçu l'approbation de la plupart des naturalistes compétents. Brady fait observer que la seule manière d'arriver à une compréhension satisfaisante des Foraminifères, consiste à les considérer, ainsi que l'avait fait Carpenter, comme un ensemble de formes groupées autour d'un nombre relativement petit de types spéciaux et non à les disposer en une simple série par une classification dichotomique. Le groupe se diviserait directement en familles naturelles où chaque groupe est défini par un ensemble de caractères ; on divise ainsi l'ordre tout entier en familles, sans interposition de sous-ordres. La nature du test figure naturellement parmi les caractères essentiels, mais n'offre pas un caractère absolu, puisqu'elle varie suivant le milieu dans une même forme.

M. Munier-Chalmas, qui a étudié aussi un très grand nombre de Foraminifères, pense néanmoins que le caractère tiré de la compacité ou de la perforation du test est d'une importance fondamentale. L'absence ou la présence de perforation correspond à une variation physiologique de premier ordre, et les formes où le protoplasma peut sortir de tous les côtés, sont fondamentalement distinctes de celles où existe une seule ouverture. Pour cette raison nous continuerons à diviser les Foraminifères en Perforés et Imperforés ; mais cela posé, nous conserverons les familles naturelles admises par Brady.

1er Ordre. — FORAMINIFÈRES IMPERFORÉS.

Test percé d'une seule ouverture pour la sortie du protoplasma.

1re FAMILLE. — GROMIDÉS.

Test imperforé chitineux, mou ou incrusté de corps étrangers, ouvert à une ou deux de ses extrémités. Formes d'eau douce inconnues à l'état fossile.

2e FAMILLE. — ASTRORHIZIDÉS.

Formes agglutinantes, d'aspect très variable ; test formé de boue, de grains de sable ou de spicules d'éponges ; formes monothalames et de grandes dimensions, ou polythalames ; jamais symétriques, parfois branchues ou radiées. Dans certains cas, les grains de sable ne s'ajustent pas exactement et laissent entre eux des espaces par où le protoplasma peut sortir à l'extérieur : l'orifice terminal disparait alors.

Saccamina Sars. Coquille simple, sphérique, prolongée par un

(1) Brady, *Report on the Foraminifera.* — Challenger, vol. IX.

tube à chaque extrémité; dans les formes composées, les loges s'ajustent bout à bout par leurs tubes (fig. 4, A). — Carbonifère de l'Angleterre et de l'Inde -- vivant dans l'océan Atlantique.

A ce groupe on rattache des formes curieuses de Foraminifères dont la nature était jusqu'ici tout à fait problématique. On rencontre parfois, dans les mers actuelles, sur des fragments de coquilles, des tubes arénacés, où les fragments de sable sont tantôt fermement, tantôt lâchement cimentés; ces tubes, simples ou ramifiés, s'enroulent et se déroulent d'une façon irrégulière; ils se terminent à une extrémité par une loge renflée et s'ouvrent à l'autre extrémité. Brady a montré que ces formes, dénommées *Syringammina*, ou *Hyperammina*, étaient en réalité des Foraminifères. Cette détermination entraîne celle d'organismes analogues, les *Girvanella* Nich. et Eth., qui se présentent sous forme de nodules formés de tubes à section circulaire, pelotonnés et enchevêtrés sur eux-mêmes, qu'on rencontre en abondance dans certaines roches du Silurien

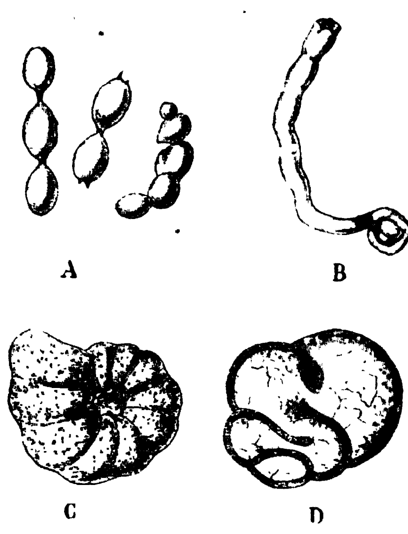


Fig. 4. — Foraminifères des terrains Permo-carbonifères. — A, *Saccammina Carteri* Brady (Carb. de Northumberland); B, *Trochammina filum* Schmid (Zechstein); C, *Endothyra Bowmani* Phillips (Carb. anglais); D, *Valvulina bulloïdes* Brady (Carb. d'Iowa). (A, C, D, d'après BRADY, B, d'après SCHMID).

3e FAMILLE. — LITUOLIDÉS.

Formes agglutinantes, test compact ou percé de gros canaux; chambres symétriques, parfois faiblement enroulées et asymétriques. Septation imparfaite. Cette famille comprend des formes arénacées isomorphes de celles des familles à test porcelané et hyalin (*Miliolidés* et *Textularidés*) (1).

Rheophax Montf. est une forme très simple, à une seule loge, s'ouvrant par un long goulot. Carbonifère.

Endothyra Phill (fig. 4, C). a une coquille nautiloïde, qui ressemble à celle de *Rotalia*. Ce genre important, qui forme des couches entières dans le Carbonifère d'Amérique, est le premier terme d'une série où la coquille spirale présente un grand nombre de formes (*Involutina* Terq., *Trochammina* Park. et Jones (fig. 4, C), etc.).

Le genre *Lituola* Lk comprend des formes très variées, où des

(1) Brady. *Permian and Carboniferous Foraminifera*, Pal. Soc. 1876.

loges sont grossièrement indiquées par des septa perforés ou de simples plissements. Le mode d'accroissement détermine de nombreux sous-genres. Comme formes extrêmes, on peut citer *Placopsilina* d'Orb., où les loges, très écartées, sont disposées suivant des lignes variables, et *Lituola* (sens. str.), où la coquille est d'abord enroulée, puis se déroule en crosse.

C'est aux Lituolidés qu'on rattache actuellement les genres *Loftusia* Brady et *Cyclammina* Brady, formes relativement gigantesques, qui atteignent 7 centimètres de long, et dont la nature était jusqu'ici discutée. Chez *Cyclammina* récent, la coquille est spirale, nautiloïde, divisée en nombreuses chambres; le test est formé de grains de sables calcaires unis par un ciment. Chez *Loftusia* la spire est formée par une lamelle de section elliptique, qui s'enroule autour de son grand axe, en débordant de toutes parts sur les tours antérieurs; les chambres sont delimitées par des travées courbes, qui s'appuient obliquement sur la lamelle. — Éocène de Perse.

Les *Parkeria*, qui ressemblent beaucoup aux *Loftusia* par la forme extérieure, sont en réalité des Hydrozoaires. Nicholson, qui a étudié la question en dernier lieu, maintient encore *Loftusia* et *Cyclammina* dans les Foraminifères (1).

4e FAMILLE. — MILIOLIDÉS.

Test imperforé, normalement calcaire, devenant chitineux ou arénacé dans l'eau saumâtre, et réduit à une mince enveloppe siliceuse dans les grandes profondeurs.

Cette famille importante comprend des types de complication très diverse, reliés par de nombreux passages.

1re SOUS-FAMILLE. — CORNUSPIRINÉS.

Coquille uniloculaire, ou bien formée de plusieurs loges placées bout à bout. Le type le plus simple est *Cornuspira* Schultze (fig. 2, A), dont la coquille s'enroule en spire plane très régulière à tours très peu embrassants. Permien (Schwager) et actuel. Ce genre correspond exactement aux *Ammodiscus* parmi les Agglutinants, qui sont Carbonifères.

Nubecularia Defr. est formé d'une seule loge enroulée irrégulièrement, présentant des cloisons incomplètes (Lias, actuel).

Dans *Vertebralina* d'Orb. (fig. 2, D) les premières loges sont en spirale, les autres, beaucoup plus larges, sont en ligne droite. Par *Hauerina* d'Orb., on passe à la sous-famille suivante.

2e SOUS-FAMILLE. — PÉNÉROPLINÉS.

Il existe plusieurs loges de front; l'accroissement se fait donc dans deux directions.

Peneroplis Montf. (fig. 2, B). Coquille discoïde, d'abord enroulée,

(1) Nicholson *Manual of Palæont.* chap. VIII.

puis droite et très évasée. Cloison percée de nombreux trous. Très commun depuis l'Éocène. Ce genre est le point de départ de la série des *Orbiculina* Ehr., *Sorites* Lk., *Orbitolites* Lk., décrits plus haut (page 80), qui débutent par une forme spirale tout à fait semblable à *Peneroplis*, et deviennent plus tard circulaires en atteignant une grande taille.

Le terme extrême de cette série est *Alveolina* Bosc. (fig. 2, F), qui ne se rattache qu'indirectement aux Orbiculines (1). La coquille fusiforme est produite par l'enroulement autour d'un axe longitudinal d'une lame qui enveloppe à chaque tour toutes les parties anciennes. Les loges sont recouvertes par des septa verticaux ; le bord extérieur percé de plusieurs séries de petits pores. (Cénomanien — *Éocène*, rare à l'époque actuelle.)

3ᵉ SOUS-FAMILLE. — MILIOLINÉS.

Ce groupe comprend des formes enroulées, pluriloculaires, à loges recouvrantes : l'entrée de la bouche est rétrécie, soit par une dent saillante, soit par une sorte de treillis appelé *Trematophore* (fig. 5). Ce groupe se rattache directement à *Cornuspira* par des types de passage intéressants.

Ophthalmidium Brady (récent), débute par une mégasphère, puis s'enroule en spirale comme *Cornuspira*. Puis des étranglements très écartés se produisent et déterminent des loges irrégulières. Enfin les dernières loges occupent exactement la moitié d'un tour de spire et rappellent celles des Biloculines.

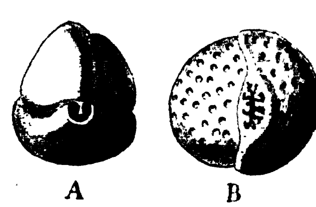


Fig. 5. — Ouverture de la bouche chez les Miliolidés. — A, *Triloculina austriaca* d'Orb. (d'après d'ORBIGNY) ; B, *Lacazina compressa* d'Orb. (d'après MUNIER-CHALMAS).

Spiroloculina d'Orb. ne diffère de *Biloculina* qu'en ce que les loges se recouvrent incomplètement (Jurassique supérieur — Actuel).

Nous connaissons déjà les formes de plus en plus compliquées du groupe, *Biloculina*, *Triloculina*, *Quinqueloculina* d'Orb. qui étaient considérées comme des sections du grand genre *Miliola* Schulze, caractérisé par l'existence d'une dent saillante à l'entrée de la bouche (fig. 5, A).

Une section spéciale doit être formée pour les *Miliolidés trématophorés*, qui comprennent les genres du Crétacé supérieur et du Tertiaire.

On appelle *Trématophore* (fig. 5, B) un petit appareil calcaire, placé en

(1) Schwager. *Die Foram. aus den Eocenablag. der lyb. Wüste und Ægytens*. *Palæontogr.*, t. XXX, 1883.

travers de l'ouverture de la dernière loge, et formé tantôt par des lamelles denticulées et soudées entre elles (*Idalina*, *Lacazina*, M.-Ch. et Schl.), tantôt par un double treillis de trabécules anastomosés (*Trillina*, *Pentellina*. M.-Ch. et Schl.). Dans les Miliolidés qui possèdent cet appareil, le test présente une structure un peu spéciale. Tandis qu'en général la formation de loges nouvelles se fait seulement par l'enroulement d'une paroi externe, la paroi interne étant fournie par l'enveloppe des loges précédentes, chez les Trématophorés au contraire, à cette enveloppe interne se juxtapose une paroi propre pour la loge nouvelle, de sorte que si l'on déroulait l'ensemble de l'animal on trouverait un tube complet et non plus seulement une sorte de gouttière. Cette partie interne est très épaisse, et porte souvent des piliers ou des lames longitudinales pouvant diviser la loge en canaux communiquant entre eux par des passages latéraux.

Tous les Miliolidés trématophorés étudiés jusqu'à présent sont dimorphes, c'est-à-dire ont une forme à microsphère et une à mégasphère, mais de plus, chez *Lacazina* et *Idalina*, existe le polymorphisme initial, c'est-à-dire que la forme à mégasphère peut débuter par être soit une Biloculine, soit une Triloculine ou une Quinqueloculine.

2e Ordre. — FORAMINIFÈRES PERFORÉS.

Test calcaire, rarement arénacé, percé d'une multitude de pores permettant la sortie des pseudopodes par toute la surface du corps.

5e FAMILLE. — LAGÉNIDÉS.

Chambres nombreuses disposées en ligne droite, courbe ou

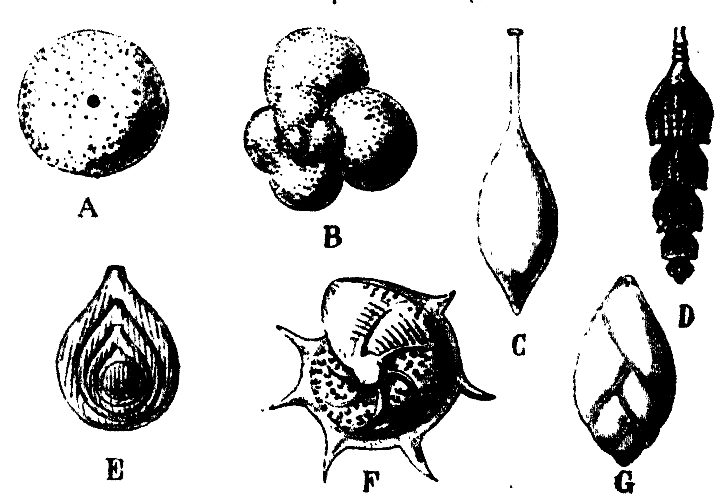


Fig. 6. — Foraminifères perforés du Miocène de Vienne. — A, *Orbulina universa* d'Orb. ; B, *Globigerina bulloïdes* d'Orb. ; C, *Lagena clavata* d'Orb. ; D, *Nodosaria spinicosta* d'Orb. ; E, *Frondicularia annularis* d'Orb. ; F, *Robulina echinata* d'Orb. ; G, *Polymorphina ovata* d'Orb. (d'après d'Orbigny).

spirale. Ouverture simple ou radiée, terminale ; pas de squelette interseptal ni de système canaliculaire.

Les Lagénidés sont les Perforés les plus simples, correspondant aux Astrorhizidés et aux Lituolidés.

Lagena Walk. (fig. 6, C). Coquille uniloculaire, à section circulaire ou elliptique, terminée par un long col.

Deux espèces de *Lagena* ont été trouvées par Brady dans le Silurien d'Angleterre. Espèces nombreuses depuis le Lias jusqu'à l'époque actuelle. Maximum dans le Pliocène.

Nodosarina Carp. Ce genre comprend une foule de formes pluriloculaires, où chaque loge recouvre toujours une portion importante de la précédente.

Sous-genre : *A. Nodosaria* (sens. strict.) Lk. Loges en ligne droite séparées par des étranglements (fig. 6, D).

B. Histrix d'Orb. Loges en ligne droite séparées par des tubes assez longs. Nombreuses épines.

C. Dentalina d'Orb. Coquille un peu arquée. Bouche excentrique, marquée de stries radiées.

D. Cristellaria Lk. Enroulement semblable à celui d'une Ammonite.

E. Robulina d'Orb. Comme *Cristellaria*, mais il existe une crête sur le dos (fig. 6, F).

G. Frondicularia Defr. Loges sur deux rangs, symétriques (fig. 6, E).

H. Polymorphina Will. Loges sur deux rangs, alternants ou irrégulièrement disposés (fig. 6, G).

6ᵉ FAMILLE. — TEXTULARIDÉS.

Test calcaire, ou arénacé, et alors imperforé chez les grands individus. Petites formes hyalines et fortement perforées. Loges disposées en général sur deux rangs, ou bien en spirale, ou labyrinthiformes.

Textularia Defr. Forme très variable; loges alternantes disposées sur deux rangs, quelquefois sur trois. Ouverture terminale. Nombreux sous-genres :

A. Textularia (sens. strict.) (fig. 7, D). Forme droite, loges sphériques, alternant régulièrement. Ouverture en fente, parallèle au plan de séparation des loges, placée sur le côté de la dernière loge.

B. Bolivina d'Orb. Très voisin du précédent; les loges ne sont pas bombées et la coquille ressemble à une tresse. Ouverture en fente transverse perpendiculaire au plan de séparation des loges.

C. Plecanium Reuss. Forme arénacée, plus large et plus grosse que celle de *Textularia*. Permien-Actuel.

D. Gaudryina d'Orb. (Arenacee) (fig. 1, G). Dans la période embryonnaire les loges sont sur trois rangs, plus tard, sur deux rangs. Crétacé, Tertiaire. Commun à Meudon.

E. Clavulina d'Orb. (Arénacée). Dans la période embryonnaire deux rangs de loges; un seul à l'état adulte. Ouverture circulaire et centrale. Tertiaire, actuel.

Cribrostomum Möller. Les loges sont disposées comme chez *Clavulina;* mais la dernière loge, au lieu d'une ouverture unique

présente un grand nombre de petites perforations. Le test se compose de deux couches : une externe, formée de particules arénacées, et une interne calcaire, fibreuse et canaliculée. [Carbonifère.

Climacammina Brady. L'ouverture est munie d'une lame criblée comme dans le genre précédent, mais les loges sont toujours disposées sur deux rangs. Elles communiquent largement entre elles. Carbonifère.

Bulimina d'Orb. (fig. 7, E). Test calcaire, à loges disposées en spire hélicoïdale. L'ouverture est fermée par une lame plane percée d'un trou en forme de virgule vers le sommet. Infra-Lias — *Tertiaire*, Actuel.

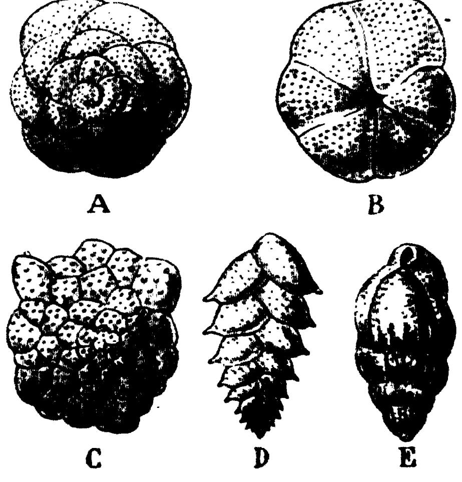


Fig. 7. — Textularides et Rotalides du Miocène de Vienne. A, B, *Rotalia Haidingeri* d'Orb.; C, *Planorbulina Mediterranea* d'Orb.; D, *Textularia Mariae* d'Orb.; E, *Bulimina Buchiana* d'Orb. (d'après d'Orbigny).

7e FAMILLE. — ROTALIDÉS.

Test calcaire perforé généralement de gros canaux, à loges disposées en spirale et communiquant par des fentes. Cette famille contient un très grand nombre de formes très voisines.

Rotalia Lk (fig. 7, A, B). Coquille ayant la forme d'un escargot. Le dernier tour recouvre tous les autres sur la face supérieure. Bouche en forme de fente. Larges canaux dans l'épaisseur des cloisons. Jurassique supérieur et *Crétacé*.

Cribrospira Moller. Les tours sont encore plus embrassants ; le dernier seul est visible à l'extérieur. Ouverture munie d'un large crible.

Spirillina Ehrb. Enroulement semblable à celui de *Cornuspira;* une seule loge en apparence, mais dans quelques espèces, de petits enfoncements marquent le reste des cloisons qui ont dû être résorbées. Dans ces enfoncements s'ouvrent de larges canaux qui traversent le test.

Planorbulina P. et J. (fig. 7, C). Spire plus ou moins aplatie, semblable à celle d'un Planorbe. Loges nombreuses, vésiculaires.

Discorbina P. et J. Coquille patelliforme produite encore par l'enroulement des loges. La face concave est remplie par un dépôt de calcaire compact.

Calcarina d'Orb. (fig. 8), présente au centre une loge initiale sphérique à laquelle font suite des loges disposées en spirale et séparées par des cloisons perforées. Un dépôt calcaire s'est formé en divers points de manière à produire des expansions ou épines obtuses percées de canaux longs et nombreux, bifurqués, faisant communiquer les loges avec l'extérieur (Crétacé supérieur, Tertiaire, Actuel).

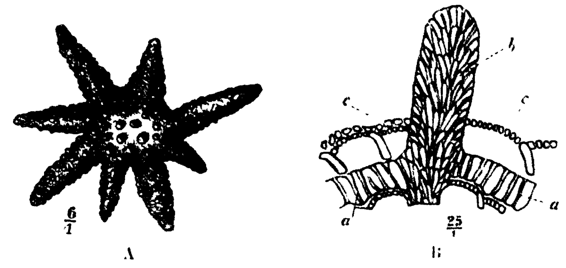


Fig. 8. — *Calcarina* (*Siderolina*) *calcitrapoides* Lk. (Maestrichtien). — A, aspect extérieur; B, un fragment plus grossi; *a*, intersquelette perforé par des canaux; *b*, canalicules des épines mettant en communication la loge centrale avec l'extérieur; *c*, pores du test.

Chez *Tinoporus* Montf., à tout ce qui constitue un *Calcarina*, viennent s'ajouter des loges nées des précédentes par bourgeonnement et remplissant les vides qui restent entre les épines. A mesure que la colonie augmente, on voit les épines s'allonger de manière à permettre toujours les relations directes de l'individu père avec l'extérieur (Crétace, Tertiaire, Actuel).

Orbitolina d'Orb. Coquille patelliforme à structure grenue; elle est formée de petits grains de calcaire. Elle comprend deux parties distinctes : l'une occupant la face supérieure, l'autre tout le reste de la coquille. La première dépend d'une petite loge sphérique qui occupe la pointe de la coquille. C'est le centre d'une spire qui bientôt se transforme en couches concentriques. Ces couches sont formées de murailles circulaires, comprenant dans leur intervalle deux ou trois rangs de mailles hexagonales assez régulières. Tout cela constitue la portion superficielle de la colonie. En l'enlevant on voit des loges bien moins régulières, et dans la profondeur, on a un tissu grossièrement réticulé. Enfin à la surface inférieure, on voit des stries rayonnantes, qui limitent une région où se forment des loges nouvelles, disposées en alternance régulière vers la profondeur.

Ce genre peut atteindre une grande taille (30 cent.). Il est très commun surtout dans le Néocomien (*O. discoida* et *O. conoïdea*), et dans le Cénomanien (*O. concava*). Il disparaît ensuite, mais après avoir donné naissance à des formes voisines, où le réseau hexagonal se trouve sur les deux faces. Ce sont les genres *Dictyospira* et *Dicyclina* (Crétacé supérieur).

8ᵉ FAMILLE. — GLOBIGÉRINIDÉS.

Test calcaire perforé. Coquille formée par plusieurs loges spiralées ou par une seule loge. Larges pores sur toute la surface. Pas de système canaliculaire. Formes pélagiques.

Cette famille comprend deux formes principales :

1° *Globigerina* d'Orb. (fig. 6. B), formée de plusieurs loges sphériques disposées en spire dans le jeune âge, et plus tard irrégulièrement, mais cependant de manière à figurer une sphère par leur ensemble. Ces loges ont chacune une grande ouverture, tournée vers le centre de la coquille et non vers l'extérieur ;

2° *Orbulina* d'Orb. (fig. 6, A), réduite à une grande loge sphérique, presque toujours dépourvue de bouche principale. On trouve, sur toute la surface, des ouvertures *de deux dimensions*, correspondant à des canaux les uns grands, les autres petits.

Fréquemment à l'intérieur d'une Orbuline, on trouve une Globigérine, qui ne peut y avoir pénétré de l'extérieur puisque la première n'a pas de grande ouverture. Pour expliquer ce fait Pourtalès, Krohn et Max Schultze ont admis que les Orbulines ne seraient que la forme adulte des Globigérines ; la dernière loge de ces dernières envelopperait toute la spire, qui serait ensuite résorbée. M. Munier Chalmas pense au contraire être en présence d'un cas de dimorphisme analogue à celui qu'il a décrit chez les Miliolides. Pour lui, *Orbulina* est la forme jeune, réduite à une mégasphère ; à son intérieur se développe plus tard une spire, ce qui constitue une forme B avec microsphère. On trouve des Globigérines depuis le Trias. Elles sont très abondantes dans les mers actuelles.

9ᵉ FAMILLE. — NUMMULINIDÉS.

Test calcaire, percé d'un très grand nombre de fins canaux. Coquille polythalame et spiralée, formée par l'enroulement d'un tube divisé en loges à tours très embrassants. Loges limitées par des septa transversaux, et communiquant par de larges ouvertures situées dans le plan médian de la coquille.

1ʳᵉ SOUS-FAMILLE. — FUSULININÉS.

Coquille à symétrie bilatérale, chambres s'étendant d'un bout à l'autre de l'axe de la spire.

Fusulina. Fisch. v. W. Coquille ellipsoïdale ou fusiforme. Les

cloisons transversales sont plissées, et les plis des deux cloisons voisines peuvent se souder vers le bas des loges, de manière à subdiviser celles-ci en cellules secondaires. Dans deux autres

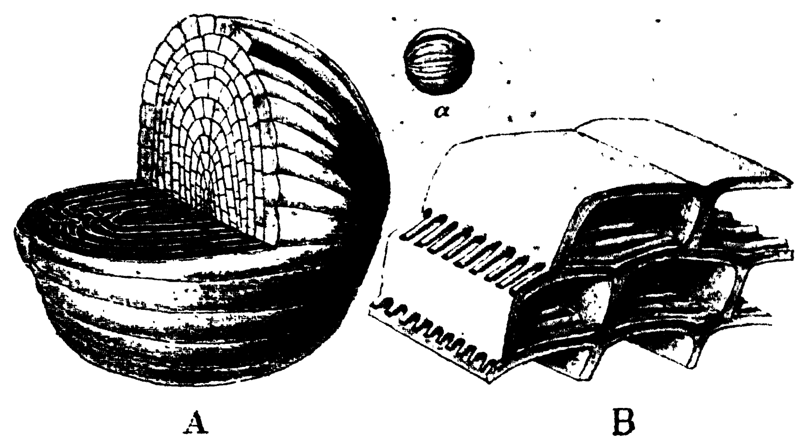


Fig. 9. — *Schwagerina Verbeeki* Geinitz. — A, coupe schématique ; B, schema de la structure des cloisons ; *a*, grandeur naturelle, vue de face (d'après SCHWAGER).

genres (*Schwagerina* Möller, fig. 9, et *Hemifusulina* Möller), les cloisons ne sont pas plissées (1).

Ces genres sont très abondants dans le Calcaire carbonifère, surtout en Russie et en Sicile ; on en trouve dans le Permien.

2e SOUS-FAMILLE. — NUMMULITINÉS.

Coquille lenticulaire ou nautiloïde ; formes inférieures du groupe à parois épaisses et finement tubulées : formes supérieures avec squelette interseptal et système canaliculaire compliqué.

Caractères généraux. — Une Nummulite (fig. 10) peut être considérée comme formée par l'enroulement autour d'un axe, d'un tube calcaire dont la section présente à peu près la forme d'une demi-ellipse très allongée. Il faut supposer que, pendant l'enroulement, les deux axes de l'ellipse croissent très peu, ce qui fait que les tours sont rapprochés les uns des autres et les loges étroites ; chaque couche recouvre entièrement les couches précédentes, de sorte que la soudure de toutes les couches se fait sur l'axe même d'enroulement, au centre de la figure. La coquille est donc circulaire, généralement aplatie. Son diamètre varie de 2 à 60 millimètres. A l'extrémité du grand axe le dépôt calcaire est

(1) Schwager, dans *China*, de Richtofen. Paléontologie, t. IV.

épais, et par son enroulement il produit ce qu'on appelle le *cordon dorsal* (fig. 10 *a*). On appelle *muraille* le tube calcaire qui s'enroule autour de l'axe. Elle est formée de deux couches : l'une externe, finement poreuse; l'autre interne (intersquelette), qui présente souvent des ornements rayonnés. La *loge initiale* peut être, comme nous l'avons vu, une mégasphère ou une microsphère ; il y a donc une forme *A* et une forme *B*.

Les tours successifs sont divisés en loges par des cloisons légèrement obliques par rapport aux murailles ; leur bord interne est en arrière par rapport à leur bord externe. Ces cloisons ont chacune la forme d'un croissant, dont les deux pointes sont situées aux deux pôles de l'axe d'enroulement. Elles sont percées d'une seule ouverture, située dans le plan médian de la

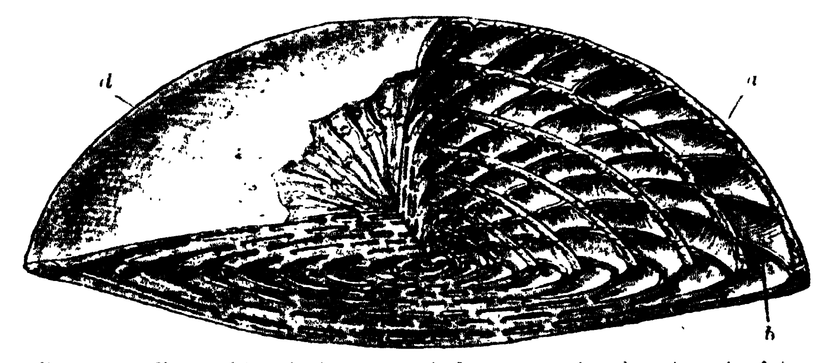


Fig. 10. — *Nummulites* cf. *Lucasanus*, Defr. — *a*, cordon dorsal. — *b*, cloison ; *d*, muraille Eocène du Kressemberg, Zittel).

Nummulite, et au bord interne, concave, du croissant. C'est par là que communiquent les loges successives.

En enlevant un nombre quelconque de tours, on voit, sur la muraille, des dessins en relief figurant généralement des lignes rayonnantes : ils représentent les terminaisons des septa qui se prolongent à travers la muraille : on les nomme *filets cloisonnaires*. Ils fournissent d'excellents caractères pour la classification, puisqu'ils renseignent sur la disposition des septa eux-mêmes. De plus, on voit fréquemment des papilles ou ponctuations saillantes, correspondant à des *piliers* transversaux qui traversent les loges plus ou moins complètement : ces papilles ne se voient jamais sur l'enveloppe externe, car les piliers sont sécrétés après que les loges d'une série sont constitués (Munier-Chalmas).

Ouverture de la coquille. — Quand l'individu est jeune, il existe une ouverture principale à la dernière loge ; la spire est

alors reconnaissable jusqu'au dernier tour; plus tard, la spire se ferme en un certain point et la grande ouverture disparaît; a communication avec l'extérieur ne se fait plus que par des pores; l'accroissement se produit alors non plus suivant une spirale, mais par des lames concentriques.

Structure du test. — Il existe, dans l'épaisseur des murailles et des septa, un système complexe de canalicules qui ont été étudiés principalement par Schwager, sur des échantillons injectés d'oligiste du Kressenberg (Bavière). Dans le cordon dorsal, situé dans le plan médian, existent des canaux assez larges qui se continuent dans toute la spire. Les canaux de deux tours voisins sont en relation par des canaux transversaux au nombre de deux dans chaque septum, situés aussi dans le plan médian. Ces deux troncs donnent naissance à d'autres canaux plus petits, qui se prolongent en rayonnant dans toute l'étendue du septum. Des canaux spiraux du cordon dorsal partent aussi des canalicules radiaires qui se distribuent aux cloisons. De toutes ces branches dépendent, enfin, d'innombrables canalicules ramifiés, établissant les relations des divers systèmes entre eux, avec l'intérieur des loges et avec l'extérieur.

Les Nummulites anciennes ont une structure beaucoup plus simple : dans celles du Carbonifère décrites par Brady, l'appa-

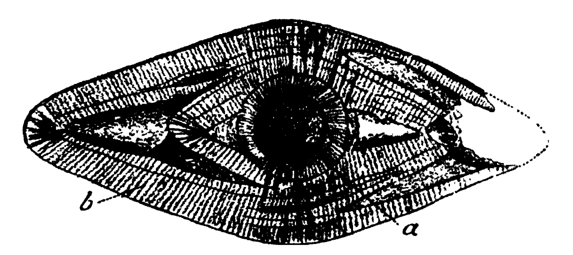


Fig. 11. — *Nummulites pristina* Brady (Calcaire carbonifère de Belgique). — *a*, loge initiale (Mégasphère); *b*, canaux du test (d'après Brady).

reil canaliculaire se réduit à de fins tubes parallèles, qui traversent la paroi de part en part (fig. 11).

Classification. — Il faut distinguer tout d'abord des Nummulites proprement dites, le genre *Assilina*, d'Orb., où la spire est peu embrassante, et dont les tours sont visibles extérieurement. Ce genre comprend cinq ou six espèces (*A. exponens* Sow., *A. granulosa* d'Arch., *spira* de Roissy, etc.).

Le genre *Nummulites* proprement dit est divisé d'après la forme des filets cloisonnaires et la présence ou l'absence de

piliers. Ce genre contient une soixantaine d'espèces qui se groupent de la manière suivante (1).

A. Nummulites non granulées à filets cloisonnaires simples, plus ou moins contournés et tordus.

N. variolaria Sow., filets cloisonnaires très réguliers. — *N. planulata* d'Orb., filets un peu sinueux, peu réguliers. Pas de piliers. Cloisons espacées. — *N. Biarritzensis* d'Arch., *N. Gizehensis* Ehr., etc. Éocène inférieur.

B. Nummulites granulées à filets cloisonnaires bifurqués; les petites branches des filets principaux correspondent à des cloisons parfois rudimentaires mais pouvant aussi diviser les loges en cellules.

N. lævigata Lk., *N. Lamarcki* d'Arch., *N. complanata* Lk., *N. Munieri* Ficheur, etc. Éocène moyen, partie inférieure.

C. Nummulites granulées à filets cloisonnaires non réticulés.

N. perforata de Montf. Éocène moyen, partie supérieure.

D. Nummulites non granulées, à cloisons anastomosées en véritable réseau.

N. intermedia d'Arch. Oligocène.

Répartition géologique et géographique. - Les Nummulites sont surtout abondantes dans la première moitié de l'époque Tertiaire : elles ont néanmoins des précurseurs dans les temps plus anciens. Brady en a décrit dans le Calcaire carbonifère de Belgique (*N. pristina*) et dans celui de Russie (*N. antiquior*). On en connaît aussi dans le Jurassique (*N. Liasina*, Lias d'Angleterre, *N. Humbertina*, Jurassique de France, *N. Jurassica*, Allemagne), et dans le Crétacé de Palestine (*N. cretacea*), mais c'est seulement au début de l'époque Éocène que les Nummulites commencent à jouer un rôle considérable au point de vue stratigraphique. Certains dépôts en renferment des quantités telles qu'ils méritent le nom de *Calcaires nummulitiques*. La multiplicité des espèces, et la netteté avec laquelle ces espèces sont circonscrites dans des couches spéciales, permettent de les utiliser pour la classification des terrains tertiaires, d'autant plus que la même espèce caractérise toujours un même niveau dans des régions extrêmement étendues. Elles atteignent leur maximum à l'époque de l'Éocène moyen. Elles sont alors très répandues dans le bassin de Paris, dans l'Aquitaine sur tout le pourtour du bassin méditerranéen qui se poursuit en Égypte et aux Indes. Le facies nummulitique a été retrouvé récemment à Madagascar (Newton), dans la République de l'Équateur (Tellini). Les espèces de ces contrées, comme *N. Gizehensis*, se retrouvent dans les régions méditerranéennes, et caractérisent le sommet de l'Éocène moyen. Avec l'Oligocène finit la période Nummulitique. Ce fait est un de ceux qui ont entraîné les géologues à établir une coupure importante entre l'Oligocène et le Miocène inférieur, et à rattacher le premier à l'Éocène pour en former le groupe Éogène. Dans le Miocène, le Pliocène et les mers actuelles on ne trouve plus que de rares formes de ce groupe presque éteint : une seule espèce est actuellement vivante : *Nummulina Cuminghi* Carp.

L'étude des dépôts Nummulitiques a fourni à la Stratigraphie un de ses résultats les plus précieux. La constance des formes à un même niveau, la

(1) Ficheur, *Les terrains éocènes de la Kabylie du Djurjura*, 1890.

régularité de succession des espèces caractéristiques a prouvé l'existence d'une mer formant une ceinture complète autour du globe. Cette Méditerranée universelle comprenait la Méditerranée actuelle fort étendue sur ses rives Nord et Sud, en Espagne, au Maroc, en Grèce, en Égypte, en Arménie; par l'Afghanistan elle atteignait l'Inde, Bornéo, l'Indo-Chine, et traversait enfin le continent Américain.

La sous-famille des NUMMULITINÉS comprend encore des genres très différents et d'une grande importance.

Amphistegina, d'Orb. — Coquille circulaire et discoïde. Les tours sont très embrassants, et le dernier tour recouvre complètement les précédents. Le centre de chaque face est occupé par un bouton saillant. Les deux faces de la coquille sont inégales : l'une d'elles (face inférieure) est très peu renflée. Les cloisons présentent une grande sinuosité convexe en avant ; elles sont percées d'une longue fente au bord interne de la face inférieure. Il existe de nombreux canalicules *non ramifiés*. A ce point de vue, le genre *Amphistegina* fait la transition des Rotalidés aux Nummulitinés (Miocène, Pliocène, Actuel).

Polystomella, d'Orb. — L'aspect de la coquille rappelle le genre précédent; mais le bouton central est plus volumineux et percé de nombreux canaux. Les loges sont peu serrées, et la surface ornée d'épines et de dépressions. Il y a des canalicules ramifiés et ouverts à l'extérieur, dépendant d'un canal spiral situé sur chaque face, près du centre, et de canaux cloisonnaires réunissant les deux canaux spiraux (Jurassique moyen de Russie (Uhlig). Tertiaire et Actuel).

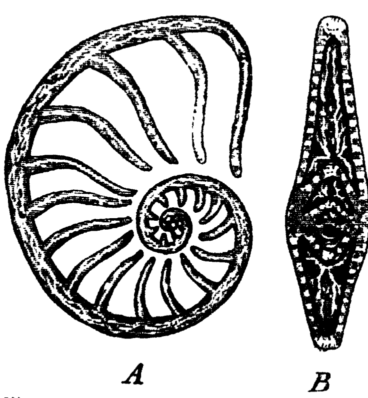


Fig. 12. — *Operculina complanata* Bast. sp. (Miocène de Bordeaux) — A, coupe médiane; B, coupe transversale (ZITTEL).

Ce groupe est annoncé, dans le Carbonifère, par *Nonionina*. Il semble dériver des Rotalidés (Nicholson).

Operculina d'Orb. (fig. 12). — Coquille très aplatie, à faces planes, à tours non embrassants. Cloisons percées d'une fente à leur bord interne. Le cordon dorsal et les septa sont traversés par un système complexe de canaux anastomosés. La muraille n'est point perforée, et les septa sont percés seulement de quelques pores isolés (Crétacé, *Tertiaire* et Actuel).

Orthophragmina Mun.-Ch. (fig. 13) est discoïde ou bombé,

circulaire ou étoilé. Au centre est une grande loge initiale autour de laquelle se développent des loges moins grandes, sur une seule couche (loges principales, *a*, fig. 13). Elles sont d'abord enroulées en spire, puis disposées en cercles concentriques. Sur chacune des loges principales naissent de part et d'autre, par bourgeonnement, des loges secondaires (*b*) beaucoup plus basses, disposées sur des lignes plus ou moins obliques au plan médian. Ces séries de loges secondaires sont traversées par d'épais piliers verticaux imperforés, dont les traces déterminent parfois, sur les deux faces, des papilles saillantes (*c*). D'autres fois, la surface est ornée de stries rayonnantes et ramifiées. Les

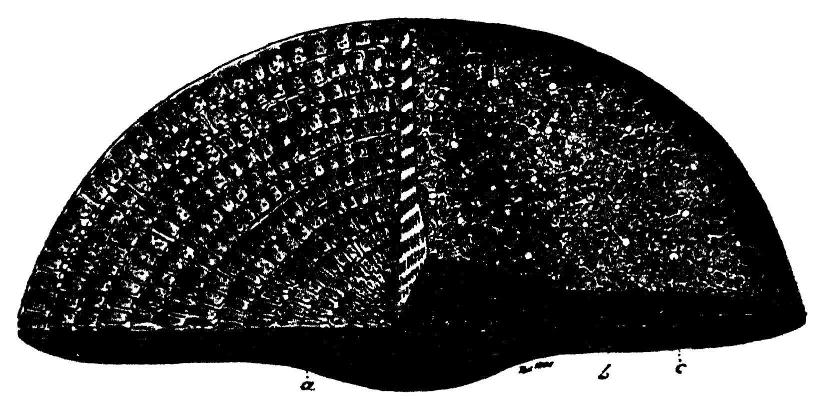


Fig. 13. — *Orthophragmina* sp. — *a*, loges médianes ou principales ; *l*, loges latérales ; *c*, papilles (Zittel).

diverses cloisons sont criblées de perforations; il existe de plus, dans leur épaisseur, un système de canaux ramifiés. Ce genre est Tertiaire; il a son plus grand développement dans l'Éocène, notamment au niveau des couches de Biarritz. Il disparaît après le Miocène.

C'est au genre *Orthophragmina* qu'il faut, d'après M. Munier-Chalmas, rapporter la plupart des espèces décrites comme appartenant au genre *Orbitoïdes* d'Orb. Le type de ce dernier genre, *O. papyracea* Boubée, diffère des formes précédentes par la forme arquée du bord externe des grandes loges médianes. Ainsi délimité, le genre *Orbitoïdes* comprend un très petit nombre d'espèces. Il est limité au Crétacé supérieur.

§ 4. — Répartition des Foraminifères.

Phylogénie. — Malgré le nombre considérable et l'étendue des travaux relatifs aux Foraminifères de toutes les périodes, les matériaux que nous possédons sont encore trop incomplets pour

que nous puissions tenter de présenter même un essai de phylogénie des Foraminifères. Les formes bien déterminables qu'on a trouvées dans les terrains les plus anciens (Carbonifère) sont des formes simples (*Lagena*, *Lituola*, *Saccamina*) associées à d'autres beaucoup plus compliquées (*Fusulinidés*), ce qui prouve que l'évolution de ces animaux a dû commencer à une époque très reculée. Quant aux groupes plus élevés et plus récents, nous pouvons espérer savoir à quelles formes antérieures ils se rattachent, mais seulement quand nous connaîtrons bien leur mode de développement. D'ailleurs, cette question des affinités des types est particulièrement obscure dans un groupe où les variations individuelles sont particulièrement étendues et inconstantes.

Répartition géologique. — Dans les terrains *Silurien* et *Dévonien*, on n'a trouvé, jusqu'ici, qu'un très petit nombre de formes que l'on puisse avec certitude rapporter à des groupes déterminés de Foraminifères (*Placopsilina*, *Lagena*). Les Réceptaculides abondants dans ces terrains et considérés dubitativement comme des Foraminifères, doivent être rapportés aux Spongiaires. Dans le *Carbonifère* existent des Foraminifères appartenant aux groupes les plus variés. Les plus communs sont les *Fusulina* et genres voisins (*Hemifusulina*, *Schwagerina*), qui pullulent à la partie supérieure du Calcaire carbonifère, en Russie, en Amérique, en Chine, dans les Indes, etc. Ce groupe ne dépasse pas le Permien supérieur. Le Carbonifère présente aussi d'autres genres éteints (*Cribrostomum*, *Climacammina*, *Stacheia*, *Nodosinella*, etc.), associés à des formes qu'on trouve actuellement dans la Méditerranée : *Textularia*, *Valvulina*, *Lituola*, *Calcarina*, *Dentalina*, *Amphistegina* et *Nummulites* qui est très rare. Toutefois, la conservation de ces coquilles à l'état fossile n'est en général pas suffisante pour qu'on puisse affirmer qu'elles sont identiques à celles des formes vivantes; peut-être sera-t-on amené, un jour, à les en séparer. La plupart des genres précédents continuent à vivre dans le *Permien*, et disparaissent probablement dans le *Trias*. Ce dernier terrain contient, dans les Alpes, un assez grand nombre de Foraminifères, et ces animaux continuent à devenir de plus en plus nombreux, à mesure qu'on s'élève dans l'échelle stratigraphique. On peut dire que la faune du Jurassique est caractérisée par l'abondance des *Lagénidés;* celle du Crétacé par les *Rotalidés* et les *Globigérinidés*.

C'est dans les couches tertiaires que les Foraminifères sont à leur apogée : la plupart des groupes sont représentés, mais leur évolution se fait de manières variées. Les genres crétacés continuent à exister. Les *Orbitolines* jouent un grand rôle dans le

Crétacé inférieur. Les *Orbitoïdes* apparaissent et sont très abondants dans le Danien. Ils sont remplacés dans le Tertiaire par les *Orthophragmina* qui pullulent dans l'Éocène supérieur et l'Oligocène; ensuite, le nombre des espèces décroît tandis que la taille augmente dans le Miocène, où ils disparaissent définitivement.

Les *Miliolidés* ont apparu dès le Trias, et augmentent dans le Jurassique et dans le Crétacé; à la fin de cette époque, ils se transforment et deviennent *Trématophorés;* ils forment des dépôts importants dans l'Éocène moyen, et persistent dans les mers actuelles.

L'époque d'apparition des *Nummulitinés* paraît être le Carbonifère; mais, depuis le Lias jusqu'à l'Éocène inférieur, ce groupe n'est guère représenté que par des espèces peu nombreuses. Les Nummulites prennent une extension subite dans les terrains tertiaires, où elles forment des bancs considérables. Le nombre des espèces est très étendu à cette époque. Aujourd'hui, ce groupe est en complète régression, et n'est plus représenté que par quelques formes (*Nummulina Cumingii*) voisines de *N. planulata*.

A côté de ces types importants nous devons citer comme particulièrement abondants dans les couches éocènes les *Rotalines*, les *Globigérines* et surtout les *Alvéolines*. Les *Textularidés* continuent à être abondants ainsi que les *Nummulitidés*. L'époque miocène est caractérisée par la diminution des Nummulites et des Orbitoïdes; peu à peu les formes actuelles apparaissent sans qu'il y ait de brusque changement dans la faune de Foraminifères.

Importance des Foraminifères pour la détermination stratigraphique des terrains. — La rareté des Foraminifères dans les terrains primaires, et le mauvais état de leur conservation, ne permet pas de les utiliser pour la classification des assises. Ils n'ont pas été employés jusqu'ici non plus pour les terrains jurassiques. Dans le Crétacé, leur importance est un peu plus grande : certaines formes sont caractéristiques d'étages; ainsi les *Orbitolina discoïdea* caractérisent le Néocomien et *O. concava* le Cénomanien; les Miliolidés trématophorés se montrent surtout dans le Sénonien du Nord de la France, de l'Espagne et du Portugal. A l'époque tertiaire, trois genres principaux offrent un développement suffisant, comme nombre d'espèces et d'individus, pour définir certaines couches ce sont les *Nummulites*, *Alveolina*, *Orbitoïdes* (*Orthophragmina*).

Appendice aux Foraminifères.

Eozoon (Dawson).

On rencontre fréquemment dans les schistes cristallins très épais qui constituent l'etage Laurentien au Canada, des productions discoïdes de 1/2 à 2 décimètres environ. Ces productions étaient considérées par les auteurs qui les ont décrites les premiers, Dawson (1864) et H. Carpenter (1865) comme des débris organiques appartenant vraisemblablement à l'ordre des Foraminifères. Ce fossile problématique présentait cet intérêt particulier qu'il provenait des dépôts sédimentaires classés parmi les plus anciens, et qui sont dépourvus de toute autre trace d'être organisé.

Eozoon (fig. 14) se compose de minces lames concentriques ou parallèles

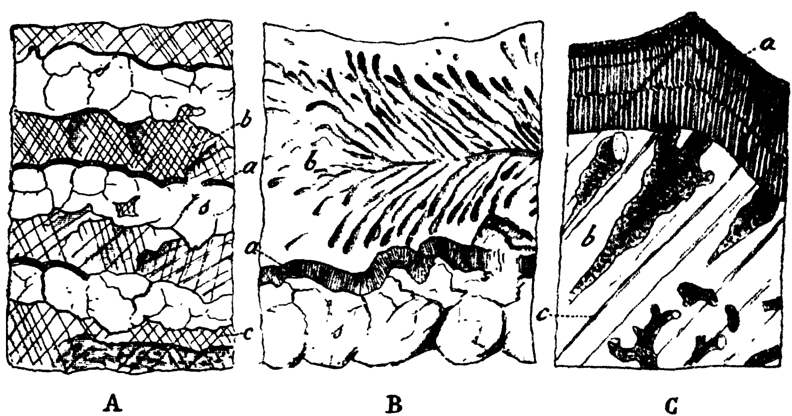


Fig. 14. — *Eozoon canadense.* — Sections normales aux lames successives de plus en plus grossies : *a*, paroi nummuloïde ; *b*, lames de calcaire ; *c*, clivage du calcaire ; *s*, lames de serpentine (NICHOLSON).

constituées alternativement par du calcaire blanc ou transparent, alternant avec de la Serpentine verte ou un minéral voisin (Loganite, Pyroxène). Parfois même toutes les lames sont formées de calcaire, mais restent distinctes par des colorations différentes. Les lames de Serpentine présentent des élargissements et des étranglements ; leur aspect est botryoïde. Si l'on examine au microscope une section mince d'*Eozoon*, on voit que les lames calcaires sont traversées par des canaux ramifiés, flexueux, remplis de Serpentine et communiquant avec les lames de cette dernière substance. De ces canaux partent d'innombrables petits tubes, parallèles ou rayonnants, disposés comme un chevelu, et dont certains groupes viennent s'appuyer sur le bord de la lame calcaire. Celle-ci a une paroi propre qui présente une structure particulière, dite *Nummuloïde*.

Les auteurs qui voient dans *Eozoon* un être organisé, comparent la paroi nummuloïde au test d'un Foraminifère perforé ; la production botryoïde de Serpentine représenterait les chambres d'habitation, qui seraient réunies d'une lame à l'autre par les canaux ramifiés traversant la masse calcaire ou *intersquelette*. Les vides laissés par les chambres et les canalicules auraient été remplis, après la mort de l'animal, par la serpentine en dissolution dans l'eau et déposée peu à peu.

Tel est l'avis de Carpenter, Dawson, R. Jones, Parker, Brady, Nicholson ; mais une autre école, avec King, Rowney, Möbius, Zittel, Neumayr, Munier-

Chalmas, croit démontré qu'il ne s'agit là que d'une infiltration mécanique de serpentine dans la roche ambiante où, par une sorte de métamorphisme, se serait développé du carbonate de chaux. Ils font observer principalement que la nature cristalline de la roche exclut la conservation de productions organiques, même résistantes; ils contestent la structure tubulaire de la paroi nummuloïde.

En somme la discussion, qui dure depuis vingt-cinq ans, n'est pas encore close; elle porte aussi sur des productions analogues, du même terrain, décrites par Dawson sous le nom d'*Archæosphærina*, et que cet auteur considère comme équivalant à des articles isolés d'*Eozoon*.

2me Classe. — RADIOLAIRES.

Rhizopodes à squelette siliceux.

Caractères généraux. — Le corps protoplasmique des Radiolaires est divisé en deux parties concentriques par une fine membrane sphérique, ou *capsule centrale*, de nature chitineuse. Les portions internes et externes sont en relation par des pores percés à travers la capsule. Dans les deux régions se trouvent des goutteleftes de substance graisseuse ou hyaline. La partie périphérique émet de longs pseudopodes réticulés, de forme invariable. Les pores de la capsule sont fins et très nombreux, et alors disséminés sur toute sa surface, ou bien larges et peu nombreux (1 à 3).

Le squelette de soutien fait défaut dans un petit nombre de formes (*Askeleta*, Hæck.). Dans quelques autres il est formé simplement d'une substance organique, soluble dans l'acide sulfurique, et appelée *Acanthine*. Ces formes (*Acantharia*) ne sont naturellement pas conservées à l'état fossile, et nous n'y reviendrons pas.

Dans la plupart des cas il existe un squelette résistant, formé de silice hydratée, d'une variété de formes et d'une élégance remarquables. Il se compose parfois d'un treillis continu, percé à jour, avec des ouvertures plus ou moins larges, ou bien de spicules allongés, isolés les uns des autres, mais groupés autour du centre, en formant des figures rayonnées très régulières : les deux formes peuvent d'ailleurs être associées sur un même individu. Les spicules peuvent être aussi soudés par un apport secondaire de silice, et toutes les transitions existent entre les différents cas. Dans la plupart des types le squelette est formé de vingt piquants rayonnants disposés suivant une loi spéciale (loi de Muller).

Classification. — Les caractères qui servent à la classification des Radiolaires sont de deux sortes : 1° Ceux qui sont tirés des parties molles ont été employées par R. Hertwig : ils consistent dans la présence d'un ou plusieurs noyaux, et dans la structure de la capsule centrale. La forme du squelette fournit les caractères des familles. Hæckel divise directement les Radiolaires en nombreuses familles distinguées par le squelette. Nous suivrons ici la classification approximative très simple qu'ont adoptée Steinman et Döderlein.

En laissant de côté les formes nues ou pourvues d'un squelette d'acanthine, nous nous trouvons en présence de trois groupes.

A. Spumellaria.

Capsule centrale percée uniformément de pores très fins. Squelette sphérique ou aplati, semblable à lui-même dans toutes les directions.

1re FAMILLE. — SPHÆRIDÉS.

Squelette sphérique.

1° La sphère peut être simple, à mailles polygonales arrondies, sur le

pourtour, longs prolongements siliceux; c'est le cas des MONOSPHÆRIDÉS (Jurassique, Crétacé, — Actuel). Ex. : *Heliosphæra*, Hæck.

2° DISPHÆRIDÉS. Deux sphères treillissées, concentriques, réunies par des trabécules radiaires avec ou sans aiguilles extérieures. Jurassique. — Actuel Ex. : *Stylosphæra*, Ehrb.

3° POLYPHÆRIDÉS, Hæck. Au moins trois sphères emboîtées. Coprolithes du Gault, Tertiaire, Actuel. Ex. : *Actinoma*, Hæck.

2ᵉ FAMILLE. — DISCIDÉS.

Squelette aplati, discoïde, formé par un réseau à mailles polygonales concentriques ou spiralées. A l'intérieur est souvent une autre capsule sphérique ou spiralée. La forme générale peut être circulaire, sans prolongements (*Spongocyclia* Ehrb., Miocène de Sicile), ou bien avec longs prolongements radiaires (*Stylodictya* Ehrb., Jurassique — Actuel), ou bien le contour du réseau externe peut se prolonger en lobes étendus (*Astromma*, *Rhopalastrum* Ehrb., etc.).

B. *Nassellaria*.

La membrane de la capsule centrale est percée de fins pores rassemblés sur un champ limité. Ce champ définit un axe principal, et le squelette est différent aux deux extrémités de cet axe.

3ᵉ FAMILLE. — SPYRIDÉS.

Le squelette forme un treillis continu, mais divisé en deux chambres symétriques par un rétrécissement médian.

Petalospyris Ehrb. Pliocène de Sicile.

4ᵉ FAMILLE. — CYRTIDÉS.

Squelette treillissé divisé en plusieurs chambres non symétriques, mais superposées. La forme générale est souvent celle d'une cloche ou d'une bouteille. Cette famille est l'une des plus importantes depuis le Crétacé.

On trouve 3 segments dans *Anthocyrtis* Ehrb., davantage (6 environ) chez *Stichocapsa* Hæck., et jusqu'à vingt-quatre chez *Lithocampe* Ehrb. Il semble qu'on soit ici en présence de formes polythalames rappelant celles de nombreux Foraminifères.

C. *Phéodariés*.

Capsule centrale percée d'un très petit nombre de grandes ouvertures. Forme du squelette très variable, en général en forme de bouteille. Cette famille a de nombreux représentants dans les grandes profondeurs. On y rapporte avec doute quelques types fossiles attribués auparavant aux Stréphidés, par exemple *Dictyocha speculum*, Ehrb., du Pliocène de Sicile.

Répartition des Radiolaires. — Toute tentative ayant pour but d'établir un arbre généalogique ou même un enchaînement des Radiolaires serait sans résultat pratique. Il est bon de remarquer seulement que les formes génériques et spécifiques sont, malgré leur extrême variété, beaucoup plus fixes que chez les Foraminifères, et que la plupart des formes fossiles se sont conservées à l'époque actuelle, ou bien ont donné naissance à des formes très voisines.

On a peu de renseignements sur les Radiolaires paléozoïques . quelques formes ont été décrites dans le Silurien et le Dévonien d'Amérique; on a de mauvais échantillons dans le Carbonifère de France. En Hongrie, en Galicie, les Radiolaires se rencontrent depuis l'Infralias jusqu'aux terrains tertiaires. Ils paraissent avoir été abondants dans le Jurassique, et beaucoup de silex sont formés aux dépens de leur squelette. On en trouve en grand nombre dans les silex de la Craie, mais ils sont mal conservés. Ceux des terrains

tertiaires proviennent surtout des Coprolithes. Les gisements les plus riches sont ceux de l'île Barbade et de Girgenti (Sicile).

A l'époque actuelle ils sont surtout abondants dans l'océan Indien, entre l'Australie et Madagascar, en des régions où la profondeur dépasse 6,000 mètres; ils sont bien moins fréquents dans la zone à Globigérines qui entoure la précédente et qui est moins profonde. Le gisement tertiaire des Barbades est intéressant. Il date probablement du Pliocène; il consiste en marnes calcaires très épaisses, plissées et disloquées, dont le bord est porté à 400 mètres d'altitude. Si la multitude des Radiolaires prouve bien la grande profondeur de la mer où ils se sont accumulés, il est permis de conclure, dans la région des Barbades, à une émersion d'un grand fond, ce qui est un phénomène géologique dont on connaît très peu d'exemples (Grégory).

Embranchement I PROTOZOAIRES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
S. E. I. RHIZOPODES																
(Cl. I. AMIBES)	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	—
Cl. II. FORAMINIFÈRES																
O. I. IMPERFORES........																
Fam. (I. *Gromides*)........	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	—
II. *Atrorhizides*	···	—	—	—	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	—
III. *Lituolidés*.	···	···	···	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV *Miliolides*...	···	···	···	···?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
O. II. PERFORES....																
Fam. V. *Lagenidés*	···	···	—	···	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
VI. *Textularidés*..	?	···	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
VII *Rotalides*	?	···	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
VIII. *Globigerinidés* ..	···	···	···	···	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IX *Nummulinides*.	···	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cl. III. RADIOLAIRES	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(**Cl. IV HÉLIOZOAIRES**). ..	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···
(S. E. II. CORTIQUES)	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	···	—

IIe EMBRANCHEMENT. — SPONGIAIRES (1).

Zoophytes fixés, dont le corps est constamment traversé dans toutes ses parties par l'eau qui circule dans un système de canaux endigués et ouverts à leurs extrémités. Squelette calcaire, siliceux,

(1) Zittel, *Studien über fossile Spongien. Abh. der K. bayer. Akad. der W.* 1877-1878. — *Traité de Paléontologie.* — Hinde, *Catalogue of the fossil Sponges in the British Museum*, 1883. — *A Monograph of the Bristish fossil Sponges* (*Pal. Soc.* 1887-88). *Receptaculitidæ*, A. D. G. S. vol. XL. 1884. — Voir aussi les Rapports de Schultze, Sollas, Polejaeff, Ridley et Dendy, sur les Éponges du *Challenger*.

corné ou nul. La plupart des tissus (tissus nerveux, glandulaire, reproducteur, squelettogène) proviennent du mésoderme.

§ 1. — Caractères généraux.

Il n'est plus guère possible, aujourd'hui que l'anatomie des Éponges commence à être bien connue, de maintenir ces animaux dans un même embranchement avec les Cœlentérés : les caractères communs que l'on peut trouver sont purement extérieurs et ne sont dus qu'à des analogies dans le mode d'existence. La série des Éponges est tout à fait continue et indépendante, et, même à sa base, ne présente aucun caractère essentiel de rapprochement avec les Cœlentérés même les moins différenciés.

Les Spongiaires sont caractérisés principalement par le fait que leur corps est pénétré de toutes parts par l'eau ambiante qui circule, toujours dans le même sens, dans un système de canaux endigués, tapissés par une couche de cellules entodermiques ou ectodermiques. Ces canaux s'ouvrent par des *pores inhalants*, se renflent par place en *corbeilles vibratiles* et débouchent à l'extérieur par des *oscules*. Souvent il se développe en dehors de ce système de canaux un autre système de cavités compliqués, beaucoup plus grandes, où les corbeilles vibratiles font défaut; ce sont les *cavités vestibulaires*, qui ont elles-mêmes des orifices distincts. Ces cavités se voient fréquemment sur les fossiles quand le tissu squelettique est compacte et reproduit fidèlement la forme de l'Éponge.

Les Éponges sont en général le siège d'un bourgeonnement actif, mais les nouveaux individus formés ne se spécialisent jamais, et quand il se forme des colonies volumineuses, où la coalescence est poussée très loin, la différenciation ne provient jamais d'une spécialisation des divers individus.

Le corps de l'Éponge est presque toujours soutenu par un squelette formé dans le mésoderme. Les éléments de ce squelette sont de trois sortes :

1° *Spicules calcaires;*

2° *Spicules siliceux;*

3° *Fibres cornées.*

Les spicules calcaires et siliceux ne sont jamais associés chez une même Éponge (sauf parfois en apparence par suite d'accidents de fossilisation). Les spicules siliceux peuvent exister seuls, ou bien être contenus à l'intérieur des fibres cornées; celles-ci peuvent aussi être dépourvues de spicules. La forme des spicules

est en corrélation avec les caractères anatomiques; elle est donc au plus haut degré caractéristique des grands groupes et sera décrite plus loin.

La fossilisation des Spongiaires laisse souvent beaucoup à désirer, et dans la plupart des échantillons il est impossible de déterminer la nature du squelette. Il arrive même que, lorsque les spicules peuvent être distingués, on est trompé sur leur nature, par suite de la substitution de la silice au calcaire dans des Calcisponges ou inversement : il faut toujours porter la plus grande attention à la forme des éléments et à leurs associations. Le cas le plus favorable à l'étude est fourni par des éponges siliceuses où tout l'intervalle des spicules a été rempli par un dépôt de calcaire compacte et homogène. On peut alors dégager le squelette au moyen d'un acide faible.

§ 2. — Classification.

C'est à ZITTEL que revient le mérite d'avoir débrouillé l'amas assez confus de documents acquis sur les Éponges fossiles et d'avoir décrit avec soin la structure microscopique de leur squelette. La plupart de ses prédécesseurs D'ORBIGNY, PARKINSON, MICHELIN, FROMENTEL, POMEL, s'occupaient surtout de la forme extérieure, et dans quelques cas de l'aspect du réseau. Zittel cite TOULMIN SMITH (1848) comme un des rares paléontologistes qui se soit attaché à la description des spicules. HINDE a fait connaître, depuis Zittel, un grand nombre de types intéressants d'Éponges paléozoïques.

Les progrès considérables réalisés récemment dans la connaissance des types vivants doivent entrer en ligne de compte dans une classification naturelle de l'embranchement : aussi les divisions que nous allons adopter sont-elles fondées autant sur les recherches de zoologistes, tels que F.-E. Schultze, Sollas, Vosmaer, Lendenfeld, etc., que sur celles des Paléontologistes que nous venons de citer.

1re Classe. — ÉPONGES CALCAIRES.

Squelette composé de spicules calcaires droits, à 3 branches ou à 4 branches, jamais unis en réseau.

1er Ordre. — HOMOCÈLES.

Ce groupe renferme les plus simples de toutes les Éponges, celles qui sont réduites à un simple sac percé de pores et s'ouvrant par un oscule : la cavité gastrique est tapissée tout entière de cellules à collerette (choanocytes), d'où le nom d'*Homocèles* qui leur a été donné par Lendenfeld : ce sont les ASCONIDÉS de Haeckel. Ce groupe est inconnu à l'état fossile, ce qui s'explique par la petite taille des individus, et par le fait que les spicules sont indépendants les uns des autres et ne forment pas à eux seuls un réseau continu.

2e Ordre. — HÉTÉROCÈLES.

Le second terme de différenciation est formé par les SYCONIDÉS, où la paroi plus épaisse est percée de canaux radiaires où sont localisées les cellules à collerette. Les Sycones sont très rares à l'état fossile. Le plus ancien est *Protosycon* Zitt., du Jurassique, qui présente une forme cylindrique avec une cavité gastrique tubulaire, des canaux rayonnants, et des spicules à 3 ou 4 branches.

Les formes de transition entre les Sycones et les formes plus complexes, qui constituent les familles des SYLLEIBIDÉS et des UREINÉS, découvertes récemment par Lendenfeld, viennent compléter de la manière la plus heureuse la série morphologique imaginée par Hœckel ; la succession phylogénétique des Éponges calcaires est établie maintenant avec une précision qui détruit les objections émises, en particulier par Zittel, à l'encontre de la théorie de Hœckel ; mais ces formes intéressantes ne sont pas connues à l'état fossile.

Le quatrième terme de différenciation est fourni par les LEUCONIDÉS où existent des canaux ramifiés renflés en corbeilles vibratiles. Hinde (1) a découvert récemment un *Leucandra* véritable, très voisin des formes vivantes, dans le Lias moyen du comté de Northampton. Cette éponge parfaitement bien conservée ne dépasse pas 3 millimètres. On y trouve des spicules à 1, 3 ou 4 branches. Les Leuconidés étaient déjà connus depuis longtemps dans le Pliocène.

La rareté des éponges calcaires aux époques géologiques et l'irrégularité de leur ordre d'apparition ne doivent pas être invoquées comme argument contre les données de la morphologie comparée ; les éponges calcaires ont en effet des spicules sans adhérence les uns avec les autres, et, quand les parois du corps sont minces, la fossilisation se produit difficilement.

Les seuls Calcispongiaires abondants à l'état fossile appartiennent à la famille des PHARÉTHRONES qui n'a pas de représentants vivants (2).

1re FAMILLE. — PHARÉTHRONES.

Éponges simples ou composées, à cavité gastrique, à parois épaisses. Le squelette consiste en fibres grossières, anastomosées, formées de spicules de forme variée (à 1, 2, 3 ou 4 rayons). La disposition des spicules dans ces fibres semble indiquer qu'elles étaient entourées de spongine. Les spicules sont d'ail-

(1) Hinde, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, t. IV, p. 352, 1889.
(2) Dunikowski, *Palæontographica*, t. 29, 1883.

leurs parfois tout à fait indistincts, et l'on ne voit plus que la forme générale des fibres, qui, dans ce cas, sont souvent transformées en silice. Système canaliculaire ramifié.

1re SOUS-FAMILLE. — SPHINCTOZOA.

Le corps de l'éponge se compose de segments placés bout à bouts séparés par des cloisons ; la cavité gastrique peut être entourée d'une paroi propre ; toutes ces productions sont d'ailleurs percées de canaux, comme la paroi externe. Les segments sont indiqués à l'extérieur par des étranglements dans *Colospongia* Laube (Trias); la surface externe est lisse dans *Barroisia* Mun.-Ch. (fig. 15) qui se compose d'une serie de tubes tabulés, bourgeonnant à la base les uns des autres. Crétacé.

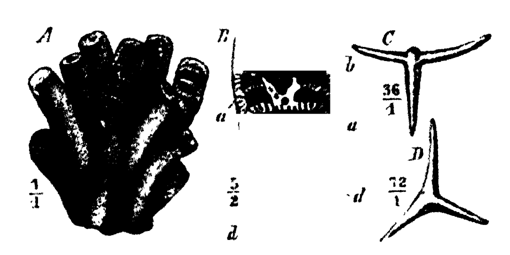


Fig. 15. *Barroisia anastomans* Mant. (Aptien, Berkshire). — A, colonie dont quelques individus ont été coupés obliquement. — B, section verticale d'un individu : *a*, cloisons ; *b*, pseudo-oscule commun ; *d*, murailles perforées. — C, D, spicules.

2e SOUS-FAMILLE. — INOZOA.

Ce sont les Pharétrones normaux, bien plus nombreux que les précédents. La forme du corps présente les mêmes variations que dans les éponges siliceuses. On distingue des séries de formes à cavité gastrique profonde, à oscule large et simple, et d'autres où l'oscule est étoilé.

Peronella Zitt. — Éponge tubuliforme, simple ou ramifiée, à longue cavité gastrique ; système canaliculaire peu distinct. Dévonien. Trias. Cretacé.

Stellispongia d'Orb. — Éponge massive, composée ; chaque oscule est au sommet d'un mamelon hémisphérique ; il est étoilé, et donne accès dans une très faible cavité gastrique où débouchent les canaux afférents. Les canaux afférents partent de tous les points de la surface. Trias, Jurassique, Crétacé.

2e Classe. — ÉPONGES CORNÉO-SILICEUSES.

Éponges dont le squelette n'est jamais composé de spicules calcaires ; il est formé ou bien de spicules siliceux, ou bien de fibres

cornées, qui peuvent contenir à leur intérieur des spicules siliceux ou en être dépourvus; enfin le squelette manque dans un groupe (Myxosponges) que l'ensemble des caractères anatomiques fait rentrer dans cette classe.

Au point de vue de l'élévation organique, les éponges cornéo-siliceuses ne contiennent pas de formes simples analogues aux Ascones et aux Sycones; mais elles renferment des types d'une complication bien supérieure aux Éponges calcaires. La variété des types y est aussi bien plus grande.

Les spicules siliceux, pour leur disposition générale et leur grandeur, se divisent en deux groupes :

1° Les *Microsclères* qui sont toujours de petite taille, et qui restent isolés, épars dans le mésoderme.

2° Les *Mégasclères*, qui sont en général de taille bien plus grande; ils peuvent rester ainsi isolés, mais parfois aussi ils s'unissent par leurs extrémites pour former une sorte de tissu résistant (Dictyonidés, Tetractinellidés). Ils peuvent aussi être englobés plusieurs ensemble dans une production siliceuse surajoutée ou dans la substance cornée (spongine) qui constitue le réseau squelettique des éponges fibreuses. Dans une même éponge, les Microsclères et les Mégasclères dérivent toujours du même type qui caractérise le groupe, mais ils ont des formes différentes, sauf quand il s'agit de simples aiguilles à un axe.

1er Ordre. — HEXACTINELLIDÉS (*TRIAXONIDÉS*).

Éponges siliceuses dont les spicules dérivent tous d'un type à 3 axes rectangulaires.

Les éponges siliceuses ainsi définies constituent un groupe homogène absolument distinct de l'ensemble des autres éponges cornéo-siliceuses. Le caractère anatomique le plus important est tiré du fait que le mésoderme est constitué par un réseau à larges mailles, sans substance fondamentale, à travers lequel l'eau pénètre dans la zone des corbeilles vibratiles. Le corps de l'éponge est toujours de grande taille, et présente la forme d'un tube ou d'une coupe.

Squelette. — Le squelette est formé de spicules siliceux, les uns épars, les autres soudés, formés toujours aux dépens du mésoderme, et constitués d'après un type géométrique constant : la forme la plus simple présente 6 rayons; 4 sont égaux, dirigés suivant deux axes rectangulaires, les deux autres de taille différente sont perpendiculaires au plan des précédents. Un tel spicule s'appelle *hexact*. Il présente de nombreuses modifications qu'il

est bon de connaître pour pouvoir suivre les diagnoses des auteurs et aussi pour abréger les descriptions qui vont suivre.

Les modifications que présente la forme typique sont les suivantes :

1° Les rayons peuvent se développer inégalement, ce qui amène à la réduction plus ou moins complète de l'un ou de plusieurs d'entre eux, qui ne sont plus représentés que par des boutons, et peuvent même avorter complètement. On obtient ainsi des formes à quatre ou cinq branches (*pentacts*, *tétracts*), quatre d'entre elles étant toujours dans un même plan ; si la réduction est poussée plus loin on peut avoir des spicules à trois, deux ou même une seule pointe (*Triacts*, *diacts*, *monacts*) ; dans ce dernier cas, le rayon opposé à cette pointe est mousse. En même temps qu'une branche avorte, celle qui lui est opposée peut prendre un développement considérable.

2° Un rayon peut se diviser en branches terminales, qui peuvent elles-mêmes se ramifier à leur tour. Ainsi se forment des *rosettes* élégantes ou *hexasters*.

3° A l'extrémité ou sur le trajet d'un rayon peuvent se développer des protubérances en forme de bouton, d'épines, de disques. Ce fait peut se produire dans tous les spicules ayant déjà subi les modifications précédentes ; on a ainsi des *discohexacts*, des *sphærohexasters*, etc. Les formes les plus importantes pour la classification sont les *uncinates* ou *uncini*, bâtonnets aigus aux deux bouts, barbelés d'épines sur une partie de leur longueur ;

4° Les rayons principaux, ou leurs branches secondaires peuvent s'incurver et s'élargir ; ainsi se produisent des rosettes élégantes, dont les extrémités ressemblent aux pétales d'un lys (*floricome*).

Classification. — Les deux grandes divisions des Hexactinellidés, établies par Zittel, sont fondées sur la disposition des Mégasclères ; la forme des Microsclères intervient, d'après F.-E. Schultze, pour la division en groupes secondaires.

Les spicules peuvent rester isolés (*Lyssacina*) ou bien se souder par leurs extrémités de manière à former un treillis continu (*Dictyonina*). F.-E. Schultze a montré qu'à ces caractères mis en évidence par Zittel correspondaient des différences anatomiques importantes.

1er SOUS-ORDRE. — LYSSACINA.

Spicules isolés ou bien réunis exceptionnellement par une production siliceuse surajoutée. Microspicules abondants chez les formes vivantes, inconnus chez les fossiles.

Les Éponges de cette famille se conservent avec une grande difficulté, et ce n'est que depuis quelques années qu'elles sont connues à l'état fossile. Ces formes ont une grande importance, car elles datent des époques les plus reculées et elles existent encore dans les grandes profondeurs. On connaît actuellement cinq familles paléozoïques de *Lyssassina*.

L'Éponge la plus anciennement apparue est *Protospongia* Salter, qui est représenté dans les premières couches fossilifères du Cambrien par des débris fort incomplets. Plusieurs espèces

intéressantes se trouvent dans les couches du Cambrien supérieur de l'embouchure du Saint-Laurent. Les spicules sont hexacts, ou monacts, ou terminés en crochets, et répartis par régions. Le corps globuleux de l'éponge est prolongé, comme chez les Hexactinellidés actuels, par de fins filaments formés de longs spicules soudés. Le nombre de ces filaments caractérise les espèces.

Parmi les genres qui accompagnent cette forme importante,

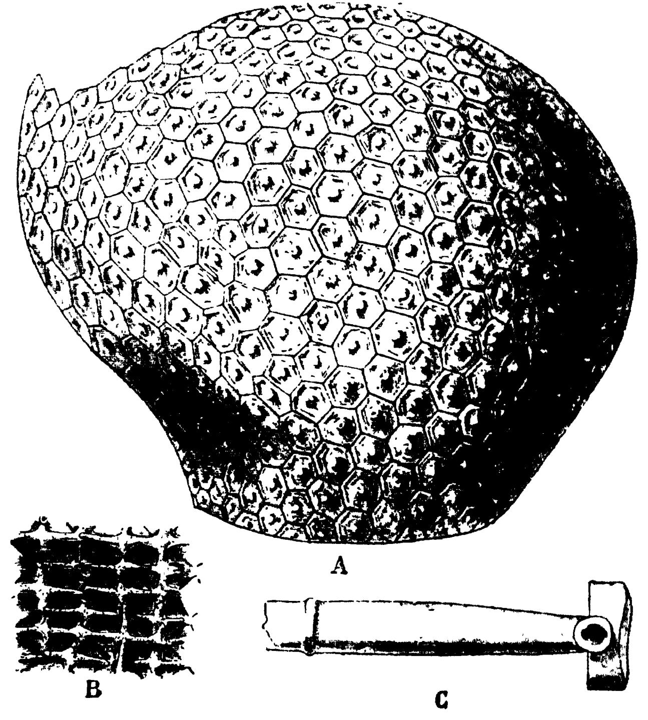


Fig. 16. — *Sphærospongia tessellata* Hinde. — Dévonien. — A, vue d'ensemble ; B, vue interne de la paroi ; C, un spicule isolé (Hinde).

il faut citer *Cyathospongia* Walcott, remarquable par la régularité avec laquelle les spicules se disposent en séries annulaires. Ce genre reproduit exactement une forme actuelle de grande profondeur, trouvée par le *Challenger*, le genre *Holascus* Schultze.

Dans des couches moins anciennes on trouve encore une forme intéressante en ce qu'elle est représentée encore actuellement dans le fond des mers : *Hyalostelia* Zitt. du calcaire carbonifère représente les *Hyalonema*, abondants dans les mers profondes.

L'éponge a la forme d'un nid supporté par une touffe de longues aiguilles, dont l'extrémité porte parfois des dents.

Hinde a montré récemment que dans le voisinage des Lyssacina devaient être placés les Réceptaculitidés fossiles, abondants dans le Silurien et surtout dans le Dévonien, dont la nature était jusqu'ici tout à fait problématique, et qu'on rapportait plutôt aux Foraminifères. Ce sont des Éponges de grande taille, en forme de coupe ouverte ou rétrécie. La surface externe présente des séries de losanges formant une mosaïque régulière (fig. 16, *A*, *B*). Ces losanges ne sont autre chose que l'expansion de l'extrémité de l'un des rayons d'un spicule hexact, dont la direction est perpendiculaire à la surface (*c*). Ce rayon se renfle aussi à son autre extrémité en une expansion dans l'intérieur de la coupe. En faisant des sections parallèles à la surface, on voit immédiatement sous la plaque externe les quatre autres rayons, situés dans un même plan. Ces spicules forment donc de gros piliers parallèles, soudés par les expansions de leurs deux extrémités, et percés d'un canal axial.

Receptaculites Defr. a la forme d'une coupe évasée. *Ischadites* Murch. est pyriforme avec une ouverture resserrée. *Sphærospongia* Peng. est presque sphérique.

Il faut placer encore ici les familles moins bien connues des Dictyospongidés et des Brachiospongidés.

2e SOUS-ORDRE. — DICTYONINA.

Les *Dictyonina*, dont les spicules à six branches sont soudés à leurs extrémités, de manière à former un treillissage continu, présentent une bien plus grande cohésion, et par suite sont bien mieux conservés dans les assises géologiques (fig. 17). Ce groupe contient un très grand nombre de formes fossiles, qui ont été décrites avec grand soin par Zittel.

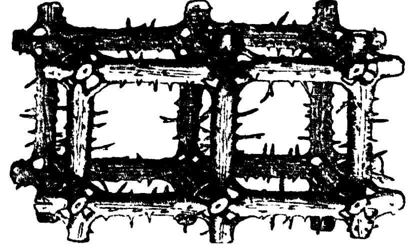
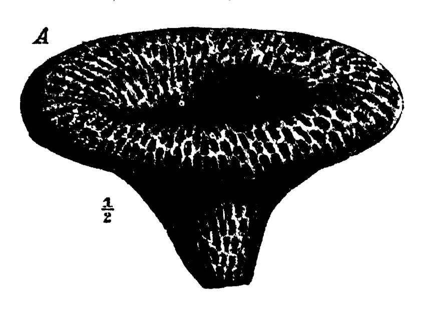


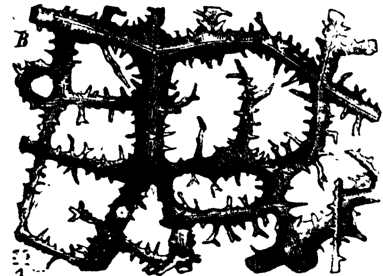
Fig. 17. — Spicules de *Dictyonina* (*Becksia Sœkelandi* Schlüt.) (Zittel).

Les Paléontologistes ont, avec Zittel, établi les familles d'après la disposition du système des canaux; les Zoologistes, avec F.-E. Schultze, s'appuient sur la forme des microsclères; cet auteur établit deux tribus : les *Uncinataria* sont pourvus de spicules en forme d'*uncini*, les *Inermia* en sont dépourvus. Il est assez difficile de rapporter avec certitude les types fossiles aux divisions précédentes.

A. Inermia. — Dans ce groupe, la famille la plus importante est celle des

Méandrospongidés; l'éponge a la forme d'une poire, d'une coupe ou d'une sphère; elle est composée par un ensemble de lames ou de tubes soudés de manière à former des méandres compliqués et irréguliers. Il n'y a jamais de





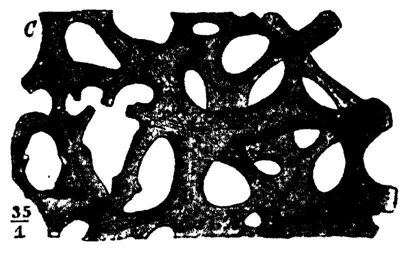


Fig. 18. — *Tremadictyon reticulatum* Goldf. (Oxfordien super. Franmoren). — A, individu sans ses rhizoïdes montrant les ouvertures ovales des canaux; B, squelette superficiel formant une membrane treillissée au devant des oscules; C, squelette de soutien.

cavité gastrique commune. Parfois tous les tubes sont recouverts par une enveloppe commune, et l'éponge a une forme de poire, avec un pédoncule ramifié en prolongements radiciformes. Formes rares dans le Jurassique, abondantes dans le Crétacé et à l'époque actuelle.

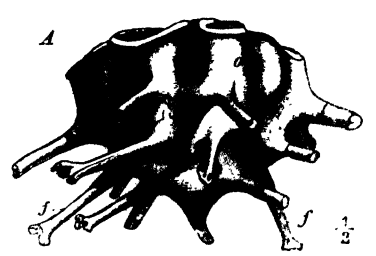


Fig. 19. — *Becksia Sœkelandi* Schlüt (Sénonien moyen, Westphalie). — *f*, rhizoïdes; *o*, ouverture des canaux radiaires.

B. Uncinataria. — Un grand nombre de formes sont pourvues de canaux creusés dans l'épaisseur de la paroi, qui est simple, et affecte la forme d'une coupe, d'une assiette, etc., et est fixée par sa base. Ces canaux sont en cul-de-sac, et leur ouverture se trouve alternativement sur une face et sur l'autre. Ces canaux sont droits, normaux à la surface dans les Coscinoporidés (*Guettardia* Mich., *Coscinopora* Goldf. Crétacé). Il en est de même chez des genres importants du Jurassique et du Crétacé, *Tremadictyon* (fig. 18), *Craticularia*, *Sporadopyle* Zitt. que Zittel rangeait dans la famille des Eurétidés, riche en forme vivantes, et qui est insuffisamment séparée de la précédente. Les canaux en question sont longs, irréguliers, obliques par rapport à la surface chez les Ventriculitidés (*Ventriculites* Mant. *Schizorhabdus* Zitt.), dont les parois

sont de plus repliées de manière à former de fortes côtes ou des replis longitudinaux. Chez les Mellitionidés au contraire, les canaux traversent la paroi de part en part, et sont disposés si régulièrement que l'aspect général

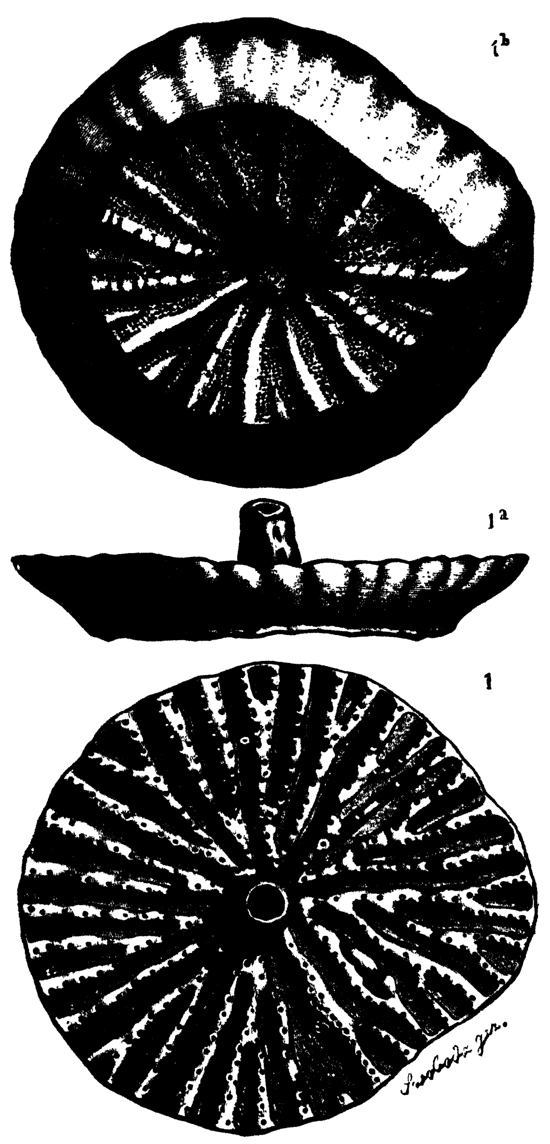


Fig. 20. — *Cœloptychium agaricinoïdes* Goldf. Crétacé supérieur (Zittel).

rappelle celui d'une ruche. A ce groupe appartiennent les *Aphrocallistes* Gray des mers actuelles représentés à l'époque Crétacée par les *Stauronema* Soll. Les canaux des Staurodermidés sont aussi perforants, mais sinueux

et très irrégulièrement disposés (*Cypellia* Pomel, *Stauroderma* Zitt., *Porospongia* d'Orb.) (Jurassique supérieur).

Les canaux manquent ou sont très peu nombreux chez les CALLODICTYONIDÉS remarquables par la régularité des mailles, du squelette (*Becksia*, Jur. sup., fig. 17 et 19). Le genre *Cœloptychium* Goldf. forme à lui seul la famille des CŒLOPTYCHIDÉS. L'Éponge à la forme d'une ombrelle; la face inférieure montre de gros canaux saillants percés de pores (fig. 20) la face supérieure est couverte d'une membrane poreuse (Crétacé supérieur).

Le mode d'union constaté chez les *Dictyonina* doit être considéré comme un phénomène acquis secondairement. Les spicules de *Aulocystis Zittelli* sont libres dans les parties jeunes de l'individu et se soudent progressivement avec l'âge (Marshall); certaines formes contiennent des spicules libres et d'autres soudés (*Euryplegma auriculare*).

Il semble donc bien probable que les Dictyonina constituent un groupe spécialisé, dérivant du type des Lyssacina. C'est à cette même conclusion que F.-E. Schultze arrive par les résultats de l'Anatomie comparée. Ces faits concordent aussi avec les données de la Paléontologie, qui montre les *Lyssacina* apparaissant avant les *Dictyonina*, ce qui est d'autant plus significatif que la structure de ces dernières se prête beaucoup mieux à la fossilisation.

Le petit groupe des HEXACÉRATINÉS, éponges cornées qui, d'après Lendenfeld, doivent être considérés comme dérivés du type des Hexactinellidés, n'est pas connu à l'état fossile.

Distribution bathymétrique des Hexactinellidés. — Les Hexactinellidés ne se rencontrent jamais actuellement sur les rivages: la plupart des formes proviennent des mers profondes. Or le groupe, à peine représenté dans le Jurassique, est particulièrement abondant dans la craie où il prend une expansion subite et disparait de nouveau dans le tertiaire: on a donc cru légitime d'en conclure que les mers du Crétacé supérieur étaient d'une profondeur comparable à celle des océans actuels. Mais les listes établies à la suite des explorations sous-marines montrent que les Hexactinellidés sont abondants de 95 à 200 brasses, puis de 300 à 700, enfin de 1,000 à 3,000. Ils disparaissent au contraire presque absolument dans les zones intermédiaires, au-dessous de 95 brasses, de 200 à 300, de 700 à 1,000 et au-delà de 3,000. En admettant, ce qui n'est nullement prouvé, que les formes crétacées étaient réparties comme les formes actuelles, on voit qu'il y a encore place pour une grande incertitude. Ce qui semble le plus probable, d'après les données comparatives tirées des autres groupes, c'est qu'il faut attribuer à peu près à la première zone la profondeur moyenne des mers de la craie; le caractère pélagique est bien constaté, et l'on ne peut trouver ni caractère littoral, ni caractère franchement abyssal.

2e Ordre. — TÉTRAXONIDÉS.

Éponges à mésoderme compacte, pourvues ou non de fibres de spongine, dont les spicules, quand ils existent, dérivent d'un type à quatre axes.

Squelette. — Toutes les Éponges cornées (sauf les deux ou trois genres d'Hexaceratinés), les Éponges siliceuses du type Tétractinellidé, celles qui ont à la fois des spicules et de la spongine, enfin celles qui sont dépourvues de squelette, forment une longue série qui doit constituer un ordre unique opposé à celui des Hexactinellidés. Cela est prouvé d'abord par les considérations anatomiques (Dendy, Lendenfeld, Sollas) : on peut en effet établir des séries de différenciation progressive et continue depuis la larve Rhagon, le type le plus simple des Tétractinellidés, jusqu'aux Éponges cornées les plus compliquées.

D'autre part, une série de familles qui forment les groupes des *Homoraphidés* et des *Heteroraphidés*, où les spicules et les fibres de spongine coexistent, établissent une liaison entre les Éponges cornées et les *Tetractinellidés* dépourvues de spongine.

Toutes les formes de spicules qui se rencontrent dans cette série dérivent du type *Tetraxon*, spicule à quatre axes qui ne sont pas trois par trois dans un même plan, c'est-à-dire qui sont normaux aux quatre faces d'un tétraèdre.

Très fréquemment l'un des rayons se développe beaucoup, les autres (*cladi*) restant très petits, et pouvant passer dans un même plan; ce sont les *triænes*: on les trouve en particulier dans le voisinage de la surface, la grande branche étant tournée vers l'intérieur. Les rayons peuvent d'ailleurs se subdiviser eux mêmes, ou bien se fusionner en un disque; ils peuvent aussi se réduire chacun à un bouton distinct, ou bien se fusionner en un bouton unique, le spicule prend la forme d'une épingle; c'est le *tylostyle* très répandu dans des groupes variés surtout chez les Éponges cornées. La disparition du bouton lui même conduit à une forme en aiguille, aiguë à une extrémité, arrondie à l'autre (*style*). On trouve aussi fréquemment des spicules arrondis aux deux bouts (*strongyles*) et surtout aigus aux deux bouts (*oxea*). Tous ces spicules à un seul axe s'appellent *monaxons* : on s'accorde à les considérer comme provenant de spicules à quatre branches; mais il est bon de remarquer que les spicules à une ou deux pointes peuvent aussi provenir par réduction de formes à trois axes rectangulaires, et se rencontrent chez les Hexactinellidés. Mais dans toute la série des Éponges qui va suivre, le doute n'est pas permis, et les monaxons, quand ils ne sont pas seuls, sont toujours associés à des spicules à quatre axes plus ou moins distincts.

On appelle *desma* un spicule irrégulier formé par le dépôt de couches successives autour d'un spicule ordinaire appelé *crépide* qui a subi un arrêt de développement. Ces couches, d'abord concentriques, présentent bientôt des excroissances irrégulières, des branches et des tubercules qui marquent parfois le plan de structure du spicule. Cette modification peut se produire sur des spicules monaxons, ou *rhabdocrépides;* ou bien sur des spicules tétraxons ou *tétracrépides*. Parfois encore le desma ne se forme pas sur un spicule préexistant : il présente un centre massif provenant d'un scléroblaste qui a cessé de bonne heure de sécréter son spicule; de ce centre partent des branches, en général au nombre de quatre à douze. Ces spicules sont dits *acrépides* et caractérisent la famille des *Anomocladines*. Les expansions noueuses qui se trouvent à l'extrémité des rayons des desmas sont toujours entrelacées intimement d'un spicule à l'autre, de sorte que le squelette forme un treillis irrégulier et solide; mais il n'y a jamais fusion des extrémités de deux spicules : à cet égard les desmas se distinguent net-

tement des spicules hexacts que nous avons trouvés chez les **Dictyonina.**

Les desmas caractérisent l'ordre le plus important des Tétractinellidés au point de vue des formes fossiles, le groupe des *Lithistidés*.

Microsclères. — Un grand nombre des Tétraxonidés sont pourvus de *microsclères*. Ces éléments, de très petite taille et toujours isolés, ont des formes très variées, reliées entre elles par de nombreuses transitions, et dérivent tous du type Tétraxon. Sollas les divise en deux séries.

Les unes sont simplement des spicules à deux pointes, mais recourbés en S ou en C (*sigmaspires*). Les autres sont radiés (*asters*). Leurs branches peuvent partir d'un centre et ils affectent la forme d'étoiles à trois, quatre, cinq, six ou un très grand nombre de rayons ; ce sont les *euasters*. Ou bien les rayons partent d'un axe plus ou moins allongé, qui peut même être recourbé en spirale (*streptasters*). L'une des formes les plus communes est une sphère hérissée d'un très grand nombre de branches, qui peuvent être unies par un dépôt ultérieur de silice (*sterraster*).

Classification. — Les grandes divisions très naturelles des *Tétraxonidés* sont fondées sur la forme des mégasclères et sur l'absence ou la présence de Spongine.

1er SOUS-ORDRE. — TÉTRACTINELLIDÉS (*CHORISTIDÉS*).

Spicules tous isolés les uns des autres et ne formant jamais un squelette continu articulé. On ne trouve pas non plus de ces spicules irréguliers que nous avons decrits sous le nom de desmas.

Les spicules principaux sont des Tétraxons typiques ou spicules à quatre branches.

Très fréquemment, vers la surface de l'éponge on trouve des *triænes*, avec leurs trois branches recourbées s'étalant parallèlement à la surface. La portion interne du squelette est constituée principalement par de gros spicules à deux pointes (*oxea*. Très souvent la portion externe du squelette est différenciée et constitue une enveloppe résistante : dans la famille importante des *Geodidés*, bien représentée à l'état fossile, cette enveloppe est constituée par une couche épaisse de microsclères sphériques (*sterrasters*) maintenus par des triœnes en forme d'ancre. Les pores inhalants et les oscules peuvent être par suite très localisés.

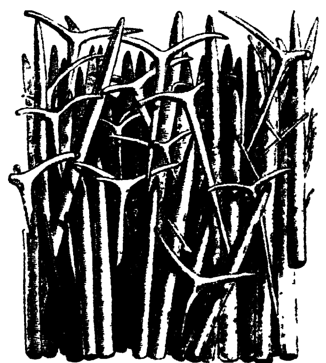


Fig. 21. — Spicules de Tétractinellidé (*Tethyopsis Steinmanni* Zitt.). Sénonien de Hanovre (Zittel).

Le manque de cohésion des éléments du squelette des Choristidés a pour conséquence une certaine difficulté dans la fossilisation. On rencontre beaucoup de spicules isolés, mais peu d'éponges bien conservées. Citons surtout *Tethyopsis* Zitt. et *Pachastrella* Zitt. du Crétacé supérieur qui contiennent des spicules à quatre rayons, d'autres à trois ; le premier genre est de plus riche en grosses aiguilles (fig. 21).

2e SOUS-ORDRE. — LITHISTIDÉS.

Le second sous-ordre des *Tetraxonia* est au contraire un groupe terminal correspondant aux *Lyssacina* parmi les Hexactinellidés. Au point de vue paléontologique c'est lui qui présente le plus d'importance, car la consistance du squelette a permis la conservation d'un grand nombre de formes depuis la Craie.

Squelette. — Les éléments sont principalement des *desmas* solidement articulés; on rencontre aussi, surtout à la surface,

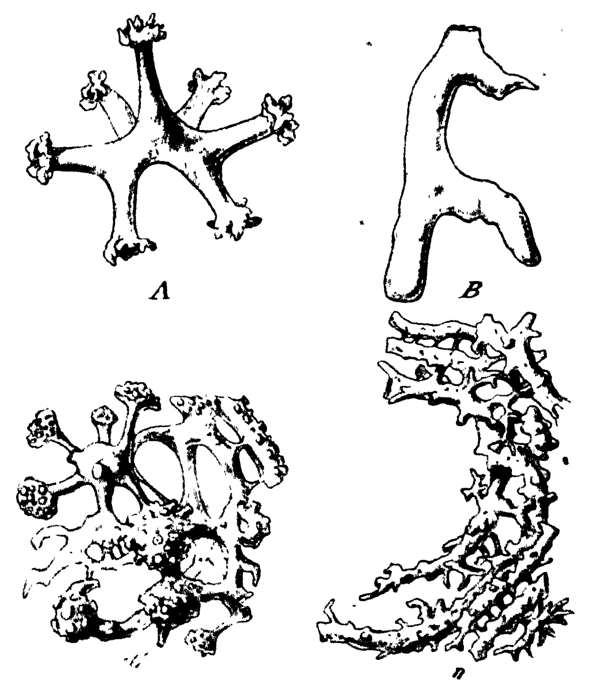


Fig. 22. — Spicules des Lithistides. — A, *Tetracladina* (*Jerea*); B, *Megamorina* (*Doryderma dichotoma*); C, *Anomocladina* (*Cylindrophyma*); D, *Rhizomorina* (*Jereica polystoma*) (Zittel).

des *tetraxons* ou des *triænes* à longue branche dirigée en dedans et dont les branches courtes peuvent être modifiées en disque; on trouve encore des aiguilles, et enfin des microsclères variés.

Les desmas se présentent sous quatre formes distinctes qui ne se trouvent associées dans une même éponge que dans un seul cas (*Megamorina*) : ces formes ont donc pu être considérées comme caractéristiques de groupes, et à ce titre ont été employées par Zittel comme base de classification (fig. 22).

1° La forme la moins éloignée du type tetraxon se rencontre chez les *Tetracladina* (fig. 22, A) : le spicule a quatre branches disposées à 120° et plus ou moins ramifiées. Les extrémités des branches présentent des expansions radiciformes qui s'articulent avec celles du spicule voisin.

2° Chez les *Anomocladina* (fig. 22, C), du centre du spicule partent des branches en nombre varié, qui peuvent se ramifier à leur tour; les centres de desmas voisins peuvent être directement reliés par une branche commune. Les expansions radiciformes des branches se réunissent comme dans le cas précédent plusieurs ensemble, en formant des globules verruqueux. Le réseau qui résulte de ces soudures rappelle un peu celui des Hexactinellidés, mais il est beaucoup plus irrégulier. Il est facile de déduire cette forme de desma de la précédente par raccourcissement ou avortement des branches principales.

3° Les *Rhizomorina* (fig. 22, D) ont des spicules très allongés et contournés, très irréguliers, ressemblant à des rhizomes; les grosses branches portent des rameaux noueux et ramifiés qui relient les grosses branches voisines. La limite de chaque spicule est difficile à retrouver.

4° Les spicules des *Megamorina* (fig. 22, B) sont visibles à l'œil nu (2-4 millimètres), ils sont lisses, épais, allongés; ils se ramifient irrégulièrement et forment un treillis très lâche.

Classification. — Sollas s'appuie pour classer les Lithistidés principalement sur la présence ou l'absence dans l'ectosome des spicules autres que le desma; les formes qui sont pourvues de ces spicules (**Hoplophora**) possèdent aussi des microsclères : ce sont les *Tetracladina*, les *Megamorina* et une partie des *Rhizomorina* de Zittel; les spicules en question sont des triœnes; un groupe spécial est formé par des familles de formes de grandes profondeurs où les spicules de l'ectosome sont monaxonidés (**Rhabdosa**). Ce groupe ne renferme pas de formes fossiles.

Les **Anoplia**, dépourvus de spicules et de microsclères de l'ectosome, comprennent un assez grand nombre des *Rhizomorina* et les *Anomocladines* de Zittel.

Cette classification, qui tient compte de caractères anatomiques que nous ne pouvons pas indiquer ici, peut être acceptée en Paléontologie, puisqu'elle est fondée sur la forme de spicules de grandes tailles qui se sont toujours conservés en même temps que les desmas.

1er Groupe. — Hoplophora.

Lithistidés où les spicules ectosomaux sont des Triœnes.

1re FAMILLE. — TÉTRACLADIDÉS.

Les desmas sont tétracrépides. L'ectosome est abondamment pourvu d'aiguilles, de disques siliceux et de triœnes. Genres

nombreux, disposés par Zittel en séries montrant l'effacement graduel du type tétraédrique régulier dans les desmas.

La forme générale est généralement celle d'une coupe plus ou moins évasée ou allongée, à parois très épaisses, sessiles ou pédonculées. Elle varie naturellement dans un même genre.

Phymatella Zitt. Spicules à quatre rayons lisses, portant directement les prolongements radiciformes. Crétacé.

Siphonia Park. Les quatre rayons se bifurquent en grosses branches lisses

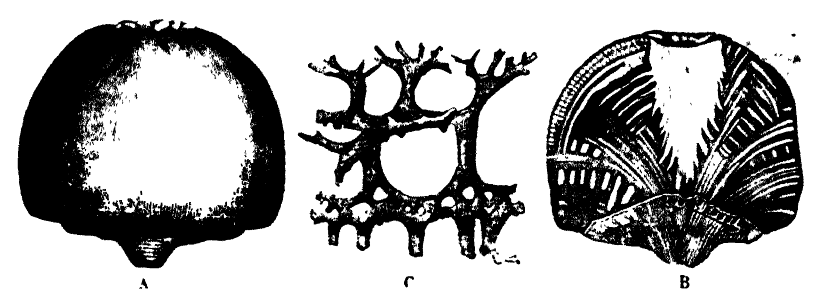


Fig. 23. — *Aulocopium aurantium* Osw. (Silurien de la Baltique). — A, extérieur ; B, coupe verticale (RŒMER). C, squelette (ZITTEL).

qui portent les expansions radiciformes ou se ramifient à leur tour. Système aquifère formé : 1° de canaux parallèles au bord de l'éponge, devenant verticaux vers le centre, sous la cavité gastrique, et se prolongeant dans la tige et la racine ; 2° de petits canaux afférents croisant les premiers, rayonnant de la surface extérieure vers l'intérieur. Abondant dans le Crétacé.

Hallirhoa Lamx. Diffère du genre précédent par la subdivision du corps en lobes rayonnants. Abondant dans le Cénomanien.

Jerea Lamx. La cavité gastrique du genre précédent est remplacée par un système de larges tubes verticaux qui pénètrent jusqu'à l'extrémité de la tige. Crétacé.

Turonia Mich. Remarquable par la présence d'un cortex lisse et poreux, très mince, formé de triœnes recouvrant la base de l'éponge ou sa partie supérieure. Crétacé.

Aulocopium Osw. (fig. 23). La disposition tétraradiée des desmas est peu nette, et il est douteux que ce genre appartienne réellement aux Tétracladines ; il est possible qu'il soit le point de départ commun de ce groupe, des Rhizomorina et des Anomocladines. Nombreux canaux arqués, les uns rayonnants de la base de l'éponge, les autres parallèles à la surface externe. (Silurien des Prov. Baltiques).

2e FAMILLE. — CORALLISTIDÉS Sollas (RHIZOMORINA pars Zitt.).

Les desmas sont monocrépides et tuberculés.

Chonella Zitt. (*Cupulospongia*, pp. auct.). Éponge en coupe ou en assiette à paroi pédonculée ; sur les deux faces, pores arrondis ou ovales, donnant accès dans des canaux droits ou sinueux ; les desmas sont réunis en trabécules anastomosés. Crétacé.

Pachinion Zitt. (*Jerea*, pp. auct.). Éponge cylindrique à longue cavité gastrique, pédonculée, formée aussi de fibres anostomosées ; couche corticale distincte, riche en triœnes.

Le genre actuel Macandrewia Schm. montre le passage des *Tétracladines* aux *Rhizomorinidés*. On y trouve en effet toutes les transitions entre les spicules tétracrépides et monocrépides.

3e FAMILLE. — MÉGAMORINIDÉS Zitt. (PLÉROMIDÉS Sollas).

Les desmas sont monocrépides et lisses.

Megalistha Zitt. Éponge cylindrique ou en coupe, à large cavité gastrique à paroi épaisse percée de gros canaux anastomosés. Spicules très volumineux. Ptérocérien de Nattheim.

Doryderma Zitt. Éponge composée de branches dichotomes; canaux radiaires simples; éléments atteignant 2 millimètres de longueur. Carbonifère (?) et Crétacé supérieur.

2e *Groupe. — Anoplia.*

Lithistidés dépourvus de triœnes et de microsclères.

4e FAMILLE. — AZORICIDÉS Soll. (RHIZOMORINA pp. Zitt.)

Les desmas sont monocrépides.

Cnemidiastrum Zitt. Éponge en coupe ou cylindrique, épaisse; canaux où la surface est creusée de sillons longitudinaux où viennent s'ouvrir, en séries linéaires, les canaux radiaires du squelette. Jurassique moyen et supérieur.

Jereica Zitt. (fig. 24). Éponge cylindrique ou sphérique; semblable à *Jerea* pour la disposition des canaux. Crétacé supérieur.

Hyalotragos Zitt. Éponge patelliforme, pédonculée; au centre débouchent de nombreux canaux verticaux. La surface supérieure porte de gros oscules peu profonds. Jurassique supérieur.

Verruculina Zitt. Les oscules sont au sommet de cheminées assez allongées. Crétacé supérieur.

5e FAMILLE. — ANOMOCLADIDÉS.

Les desmas sont acrépides, c'est-à-dire formés d'un grand nombre de

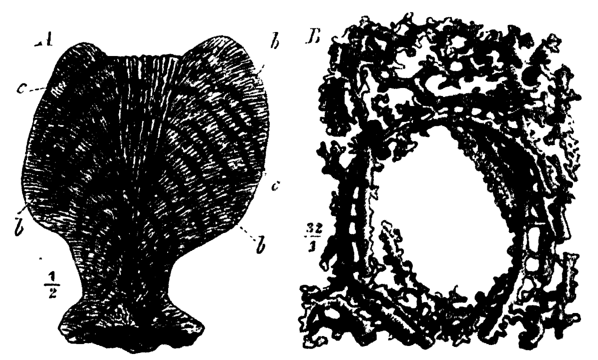


Fig. 24. — *Jereica punctata* Goldf. (Sénonien inférieur, Goslar). — A, coupe verticale médiane : *b*, fins canaux rayonnants ; *c*, canaux tangentiels arqués. — B, spicules (type *Rhizomorina*).

branches lisses; la suture se fait entre l'extrémité d'un desma et le centre d'un autre

Astylospongia Rœm. (fig. 25) a été considéré comme un **Hexactinellidé**, mais on ne peut retrouver le type hexaradié dans les spicules. Éponge presque sphérique, avec cavité gastrique peu profonde. Pas de pédoncule. Abondant dans le Silurien moyen et supérieur du nord de l'Europe.

Cylindrophyma Zitt. — Éponge cylindrique avec large cavité gastrique, simple ou composée ; canaux radiaires horizontaux ; nœuds très tuberculeux. Abondant dans le Jurassique supérieur.

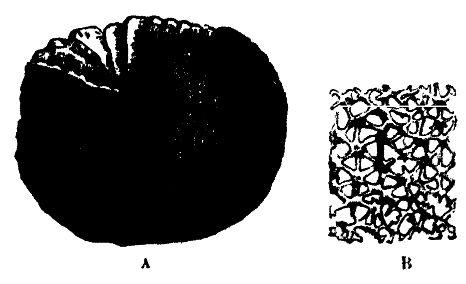


Fig. 25. — *Astylospongia præmorsa* Goldf. (Silurien). — A, individu grandeur naturelle; on a fait une entaille ; B, squelette (Zittel).

Il n'est pas douteux pour Sollas que les Lithistidés ne dérivent des Choristidés, comme le prouve le développement du desma : ce spicule commence en effet par être un tétraxon typique et régulier. La considération des microsclères et des corbeilles vibratiles montre également que les Tétracladidés sont les types les plus voisins des Choristidés et en particulier du genre *Pachastrella*. La déformation graduelle du desma et la disparition des spicules accessoires expliqueraient l'apparition des familles dans l'ordre où nous les avons étudiées.

3e SOUS-ORDRE. — MONACTINELLIDÉS.

Spicules principaux toujours rectilignes, à une ou deux pointes. Microsclères variables en forme de S, d'ancres, etc. La transition des Tétractinellidés aux Monactinellidés se fait par les familles où les spicules ne sont pas cimentés par de la spongine (Subéritidés, Téthyadés); dans ce cas, les spicules sont fréquemment en tête d'épingle, tandis que les microsclères sont semblables à ceux des Tétractinellidés. Ce groupe de transition intéressant est connu à l'état fossile : *Scolioraphis* Zitt. du Crétacé supérieur a des spicules en épingles et des spicules arqués tuberculeux.

Le genre *Tethya* Lk., fossile depuis le Crétacé supérieur, présente l'arrangement radial des mégasclères, et la fréquence des spherasters qui caractérise divers Tétractinellidés tels que les Géodidés.

Chez les Homoraphidés, les spicules, aigus aux deux bouts et tous semblables, sont cimentés par une faible quantité de spongine. On trouve fréquemment de ces spicules isolés dans les divers terrains.

Hinde a démontré l'existence dans le Carbonifère du genre *Reniera* Nardo actuellement vivant.

La famille, très étendue, des HÉTÉRORAPHIDÉS présente associés les spicules monoaxes et des microsclères variés.

On doit rapporter à ce groupe les spicules en forme d'ancre que l'on trouve fréquemment à l'état fossile, mélangés aux spicules aigus aux deux bouts. *Axinella* O. Schm., forme actuelle, apparaît dans le Carbonifère. Elle est remarquable par le fait que les oscules s'ouvrent dans des cavités étoilées, ce qui se retrouve aussi dans d'autres groupes d'éponges.

Éponges perforantes (1). Un petit groupe d'Éponges monactinellidées mérite une attention particulière, c'est la famille des CLIONIDÉS. Elle comprend des espèces libres, normales, de formes variées, et d'autres qui jouissent de la singulière propriété de se creuser des galeries dans le test des coquilles. Les canaux en question communiquent de distance en distance avec la surface par le moyen d'ostioles, et se renflent en chambres d'où partent de nouvelles branches : toutes ces cavités sont fréquemment remplies de spicules aciculaires, du type monaxon, mais souvent aussi ces spicules ont été dissous: les galeries sont alors pénétrées par la roche ambiante, qui souvent tranche vivement sur l'aspect de la coquille.

Le genre le plus intéressant est *Cliona* Grant (*Vioa*, Nardo) qui perfore les coquilles d'huîtres et de Gastéropodes, et dont les ostioles sont parfois alignés en série régulière (*Vioa Parisiensis*, sur les Cérithes).

Talpina elegans forme de fines ramifications dans les rostres des Belemnites de la Craie.

Le rôle de ces animaux est beaucoup plus important qu'on pourrait le croire au premier abord : quand les perforations ont pénétré la coquille dans tous les sens, elle devient extrêmement friable et le moindre choc la divise en petits fragments. La dissolution du calcaire par l'eau de mer peut alors se faire beaucoup plus facilement après la mort de l'éponge, et c'est ainsi que des coquilles nombreuses peuvent disparaître sans laisser de traces, ou bien se réduire en fragments méconnaissables.

Les Cliones causent aujourd'hui de grands dégâts dans les parcs à huîtres.

Il est démontré aujourd'hui que les Éponges perforantes ne

(1) Fischer, *Recherches sur les Éponges perforantes fossiles* (*Nouvelles Archives du Museum*, IV).

constituent pas des types distincts des formes massives : ainsi le genre *Cliona* est identique à l'ancien genre *Raphyrus* Bow. qui forme des masses compactes à l'état libre. L'Éponge d'abord perforante devient encroûtante en débordant de tous côtés son hôte qui finit par disparaître complètement (Topsent).

4e SOUS-ORDRE. — ÉPONGES CORNÉES (*KERATOSA*).

Dans les familles précédentes, très riches en formes vivantes, on assiste au progrès de l'envahissement des paquets de spicules siliceux par la spongine, et à la constitution d'un véritable réseau de cette dernière substance. Les spicules finissent par disparaître plus ou moins complètement dans les Éponges cornées (*Keratosa*) où se rencontrent souvent, à l'intérieur des fibres, des corpuscules étrangers, et surtout des grains de sable. A ce groupe sont rapportées d'une manière tout à fait hypothétique des formations irrégulières, massives ou ramifiées, que l'on considère comme des moules d'éponges cornées (*Rhizocorallium Jenense* Zenker, du Trias, *Spongites saxonicus* Gein. du Crétacé de Saxe).

Le sous-ordre des éponges gélatineuses (MYXOSPONGES) dépourvues de squelette n'est pas connu avec certitude à l'état fossile.

Appendice aux Éponges siliceuses.

Hinde a décrit récemment (1) deux groupes nouveaux d'Éponges fossiles qui ne paraissent pas avoir de représentants dans les mers actuelles. Les spicules de ces deux formes sont construits sur des types géométriques qui ne peuvent se rapporter ni au type tétract, ni au type hexact. Il est donc nécessaire de créer pour ces formes, malheureusement connues d'une manière incomplète, deux ordres nouveaux.

Les **OCTACTINELLIDÉS** sont caractérisés par des spicules à



Fig. 26. — Spicules d'Octactinellidés et d'Heteractinellidés. — A, *Astræospongia* ; B, *Tholasterella* (HINDE).

8 branches, dont 6 égales situées dans un même plan constituent les rayons d'un hexagone régulier, tandis que les 2 autres,

(1) Hinde, *Monogr. of British fossil Sponges* (*Palæont. Soc.*, XL et XLI, 1887-88).

de taille différente des précédentes, sont perpendiculaires à ce plan.

Genre unique : *Astræospongia* Rœm. Dévonien d'Angleterre.

Les spicules des **HÉTÉRACTINELLIDÉS** ont un nombre de rayons qui varie de 6 à 30 et qui sont disposés sans aucun ordre. Ces spicules sont libres, sauf à la partie périphérique de l'éponge, où ils se soudent plus ou moins complètement.

Genres : *Tholasterella, Asteractinella* Hinde. Carbonifère.

Tetraxonidés paléozoïques (1).

Il faut très probablement rapporter aux Lithistidés des fossiles presque aussi anciens que *Protospongia*, car ils datent aussi du Cambrien inférieur du Labrador. Ils avaient été pris d'abord pour des Polypiers et réunis sous le nom d'*Archæocyathus* Bill. Ce sont des fossiles cyathiformes plus ou moins évasés, traversés par des canaux dirigés suivant les cas en lignes spirales ou rayonnantes.

Parmi ces formes, les unes (*Archæoscyphia* Hinde), pourvues de spicules tétractes, simples ou bifurqués, semblent représenter le groupe des Tétractinellidés; d'autres, comme *Nipterella* Hinde, ont de véritables desmas comme les Lithistidés; enfin *Trichospongia* Bill. semble appartenir aux Monactinellidés. On voit que dès l'époque la plus éloignée les grandes subdivisions de la classe des *Tetraxonia* étaient déjà complètement différenciées.

§ 3. — Distribution géologique et phylogénie des Éponges.

L'importance stratigraphique des Spongiaires n'est pas en rapport avec le nombre considérable d'individus que l'on rencontre dans les diverses couches : cela tient aux circonstances de la fossilisation, qui rendent les déterminations difficiles et souvent incertaines. Les Spongiaires se rencontrent dans tous les terrains à partir du Cambrien (Canada et Angleterre) et dans les facies lithologiques les plus variés (craie, marnes, schistes); mais c'est surtout dans le facies corallien qu'ils abondent. Les groupes les plus répandus sont les *Lithistidés*, les *Hexactinellidés* et les *Pharétrones*, c'est-à-dire ceux où le squelette est le plus cohérent : on ne peut donc tirer que difficilement des conclusions phylogénétiques de l'ordre d'apparition ou de la rareté des autres formes.

Néanmoins il est intéressant de constater que dès le Cambrien les principaux types de Lithistidés étaient déjà différenciés. Les Lyssacina, avec *Protospongia*, ont précédé les Dictyonina dans ce même terrain. Dans le Silurien l'on rencontre quelques Hexactinellidés (*Protachillæum* Salt.), des Octactinellidés (*Astræospongia*) et des Lithistidés (*Aulocopium*).

(1) Hinde, *Q. J. Geol. Soc.*, vol. XIV, 1889.

Nous pouvons citer, comme gisements riches en Éponges, le Dévonien d'Angleterre, le Calcaire carbonifère d'Écosse et de Belgique, le Trias alpin, qui contient de nombreux *Pharétrones*.

Le Bathonien de Normandie et tous les niveaux coralligènes du Jurassique supérieur sont riches en Éponges de toutes sortes, surtout en Lithistidés ; les Hexactinellidés y sont plus rares. Les Calcispongiaires dominent au contraire dans le Crétacé inférieur (Néocomien et Aptien). Tous les groupes prennent un nouveau développement dans le Crétacé moyen et supérieur, où les Hexactinellidés atteignent leur apogée avec les *Ventriculites* et les *Mæandrospongiæ*, et sont en décroissance dans le Tertiaire. Ce fait est lié évidemment à l'exhaussement graduel du fond des mers. A l'époque actuelle, les types qui ont été autrefois très abondants, comme les Hexactinellidés et les Lithistidés, ne se retrouvent guère qu'au delà d'une certaine profondeur, et des familles qu'on croyait éteintes, comme les Anomocladines, ont encore des représentants dans les grands fonds de l'Océan.

L'évolution phylogénétique des Spongiaires reçoit peu d'éclaircissement des données paléontologiques. Il est établi seulement que les divers groupes ont dû se séparer à une époque très reculée. Les deux sous-ordres d'Hexactinellidés et des Tétractinellidés et les Monaxonidés étaient déjà distincts à l'époque silurienne.

Les recherches toutes récentes de spongologues tels que O. Schmidt, Sollas, Lendenfeld, F.-E. Schultze, Carter et Polejaeff, ont au contraire permis d'établir avec les données de l'Anatomie et de l'Embryogénie, un arbre généalogique qui, dans les grandes lignes, paraît adopté d'un commun accord.

Les Éponges calcaires sont décidément à la base de toute la série et les Asconidés constituent bien, comme l'avait établi Hæckel, le type primitif de l'Éponge. Les Calcisponges plus compliqués, Sycones, Sylleibidés, Leucones, Pharétrones, sont un rameau latéral dérivé de cette souche. Les *Hexactinellidés*, par leurs différenciations morphologiques, dérivent directement des Syconidés, et évoluent dans une direction spéciale.

La longue série des Éponges cornéo-siliceuses, dérive aussi des éponges calcaires, et la larve *Rhagon* des Tétractinellidés est à peine plus différenciée qu'un *Sycon*. Les Lithistidés sont un rameau latéral issu des Choristidés, ce dernier groupe donnant naissance d'autre part aux Monaxonidés, où le type à 4 branches s'efface dans les spicules et où les microsclères disparaissent graduellement, tandis que la spongine prend une importance de plus en plus considérable. Les Éponges purement

cornées aboutissent en dernière analyse aux Myxosponges, où toute trace de squelette a disparu. Cet enchaînement est établi aussi bien d'après l'appareil canaliculaire et la différenciation progressive des tissus que d'après les caractères tirés du squelette.

Embranchement II SPONGIAIRES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. I ÉPONGES CALCAIRES																
[O. I. HOMOCÈLES]																
O. II. HÉTÉROCÈLES																
Fam. *Syconidés*																
Leuconidés																
Pharétrones																
Cl. II. ÉPONGES CORNÉO-SILICEUSES																
O. I. HEXACTINELLIDÉS																
S. O. I. LYSSACINÉS																
S. O. II. DICTYONINÉS																
O. III. TÉTRAXONIDÉS																
S. O. I. TÉTRACTINELLIDÉS																
S. O. II. LITHISTIDÉS																
S. O. III. MONACTINELLIDÉS	?	?		?	?		?									
S. O. IV. ÉPONGES CORNÉES			?		?				?	?						
[S. O. V. MYXOSPONGES]																
O. IV. OCTACTINELLIDÉS																
O. V. HÉTÉRACTINELLIDÉS																

IIIe EMBRANCHEMENT. — CŒLENTÉRÉS [1].

Animaux rayonnés, dont le corps est creusé de cavités (cavités gastro-vasculaires) tapissées par l'endoderme, qui ne communiquent en général avec l'extérieur que par une seule ouverture qui est la bouche; très rarement celle-ci est divisée. Le corps est formé de trois couches. L'ectoderme donne à lui seul la plus grande partie des divers tissus; il sécrète les parties dures, calcaires ou chitineuses.

Des trois classes qui constituent l'embranchement des Cœlentérés, la plus élevée en organisation, celle des *Cténophores*, n'a pas été retrouvée à l'état fossile. Les deux autres sont au contraire très abondamment représentées.

(1) Nicholson et Lyddeker, *Manual of Palæontology*, vol. I, 1889.

1re Classe. — HYDROMÉDUSES.

Polypes isolés, ou associés en colonies, et alors souvent différenciés les uns des autres, dépourvus de canal œsophagien distinct; cavité vasculaire non divisée par des septa; les parties dures, quand elles existent, ne se trouvent pas à l'intérieur du polype.

Les Hydroméduses renferment les plus simples des types de Cœlentérés, et, à côté d'eux, des organismes élevés tels que les Méduses, et des colonies où le polymorphisme des individus est poussé très loin.

La morphologie comparée montre comment, par des gradations ménagées, s'est produite, à partir de ces types élémentaires, la constitution des colonies les plus compliquées; elle explique aussi l'origine de ces singuliers animaux qu'on appelle les Méduses. La Paléontologie retrouve un certain nombre des termes de cette série progressive: la série des fossiles, quoique fort incomplète, est intéressante en ce que, d'une part elle montre la haute antiquité des polypes hydraires et de l'autre elle fait connaître des types entièrement disparus.

1er Ordre. — HYDROIDES.

Polypes de petite taille, isolés ou vivant en colonies. Les bourgeons sexuels de ces polypes acquièrent parfois une différenciation remarquable et peuvent se détacher pour mener une vie indépendante : ce sont les *Méduses Craspédotes*, pourvues d'un *velum*. Lorsque ces polypes vivent en colonie, il apparaît en général, aux dépens de l'ectoderme, une substance chitineuse ou cornée, formant un support externe et dont l'ensemble constitue le *périderme*. Souvent ce périderme constitue autour de la colonie une enveloppe continue où se différencient des loges appelées *hydrothèques*, dont chacune entoure un des individus de la colonie. Cet exosquelette peut se conserver par la fossilisation, soit en formant des moulages dans les roches argileuses, soit en laissant un résidu charbonneux.

1er SOUS-ORDRE. — GYMNOBLASTES.

Ce groupe comprend les formes où le périderme est nul ou bien ne recouvre qu'imparfaitement les polypes: il n'existe pas de loges distinctes ou hydrothèques où le polype puisse se retirer.

Des nombreuses familles de ce groupe, une seule est représentée à l'état fossile.

1re FAMILLE. HYDRACTINIDÉS.

L'histoire de ces animaux est des plus intéressantes au point de vue zoologique. Ils forment avec les Hydrocoralliaires une série ininterrompue où l'on assiste au perfectionnement progressif de la colonie par le processus de la division du travail physiologique. Les polypes sont différenciés en *dactylozoïdes*, ou individus préhenseurs, *gastrozoïdes* ou individus pourvus de bouche, et *gonozoides* ou individus sexués.

Les *Hydractinia* V. Beneden forment des colonies aplaties, qui revêtent les coquilles des Gastéropodes. Leur squelette ordinairement corné, se compose à l'origine de deux lames parallèles, l'une qui se moule exactement sur le corps qui sert de support, l'autre, extérieure, très rugueuse, porte de petites saillies irrégulières qui servent de support aux polypes, et de plus des épines creuses, à large base, que l'on considère comme des individus protecteurs chitinisés. L'espace compris entre les deux lames est traversé par des poutres verticales : celles-ci se forment aux dépens de saillies irrégulières qui prennent naissance sur les deux lames, cheminent au-devant l'une de l'autre et finissent par se souder.

Quand la colonie devient plus âgée, de nouvelles lames pa-

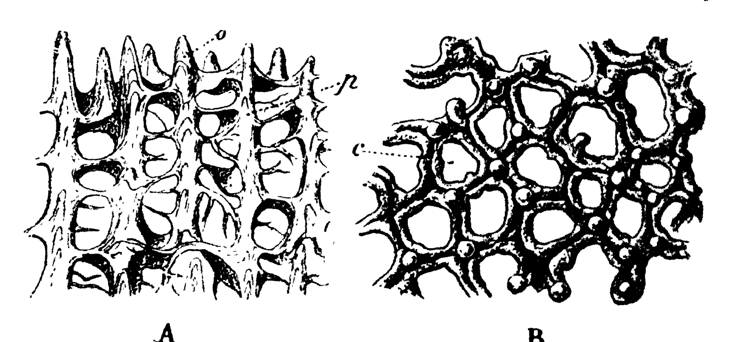


Fig. 27. — *Hydractinia echinata* Flem. (actuel). — A, coupe verticale. B, Coupe tangentielle (très grossi) (Nicholson).

rallèles se développent (fig. 27, B) : elles se forment peu à peu par la soudure de trabécules horizontales issues de crêtes ou d'épines normales à la surface (A, *e*). Il se produit ainsi des couches superposées, avec des espaces interlaminaires cloisonnés. Tous ces espaces sont mis en relation par des canalicules creusés à travers les lames elles-mêmes : ces canaux aboutissent à ceux dans lesquels sont implantés les polypes. Il y a par suite

communication entre toutes les parties vivantes de la colonie.

Le squelette des Hydractinies actuelles est chitineux; il y a cependant en Afrique une espèce calcaire (*H. calcarea*), découverte par Carter. On connaît de nombreuses formes calcaires parmi les fossiles, par exemple *H. cretacea*, du Crétacé supérieur. On connaît quelques formes dans l'Éocène, dans le Miocène, et surtout le Pliocène d'Asti et le Crag de Suffolk.

On rapproche aujourd'hui des Hydractinies d'autres formes fossiles dont la nature est restée longtemps douteuse; tels sont les genres *Thalaminia, Ellipsactinia, Sphæractinia* Steinman, et *Parkeria* Carpenter (Jurassique). Ces formes commencent, comme les Hydractinies, par envelopper une coquille ou un corps quelconque; mais peu à peu des couches nombreuses se développent concentriquement, et l'adulte est libre et prend une forme ellipsoïdale. La surface présente toujours des épines où aboutissent des canaux radiaires. Chez *Parkeria*, qui atteint une taille assez grande (2 pouces), les chambres délimitées par les piliers ou lamelles rayonnantes sont subdivisées par de nouvelles cloisons.

2e SOUS-ORDRE. — HYDROCORALLIAIRES.

La division du travail physiologique est poussée plus loin chez les Hydrocoralliaires. Les dactylozoïdes, au lieu d'être épars irrégulièrement sur le test, ont une tendance à se grouper de manière à entourer chacun des gastrozoïdes. Le squelette, dont la forme générale est extrêmement variable, est percé de nombreux tubes. Chaque polype est implanté sur l'ouverture d'un de ces tubes et peut s'y retirer en se repliant comme un doigt de gant. A mesure que la colonie s'accroît en épaisseur, des cloisons horizontales délimitent vers le bas la portion du canal qui peut être habitée par le polype. La présence de ces planchers parallèles dans les canaux, avait conduit les anciens auteurs à réunir les Hydrocoralliaires, dans le groupe des Polypiers *Tabulés*, avec des formes très différentes, appartenant aux classes des Alcyonnaires et des Coralliaires. C'est à Moseley qu'est due la détermination des Hydrocoralliaires comme Polypes Hydraires.

On assiste, chez les formes vivantes, à la concentration progressive des dactylozoïdes autour des gastrozoïdes. Ces caractères importants se retrouvent sur le squelette même, et peuvent par conséquent se vérifier chez les fossiles. Les dactylozoïdes et les gastrozoïdes habitent en effet des loges très inégales; celles des premiers (*dactylopores*) sont beaucoup plus petites que celles des

seconds (*gastropores*) et les planchers y sont beaucoup plus rapprochés.

1re FAMILLE. — MILLÉPORIDÉS.

Ce sont les *Millepora* (Lin.) Moseley qui se rapprochent le plus des Hydractinies : les dactylozoïdes sont encore dispersés à peu près sans ordre; mais un certain nombre d'entre eux viennent toujours se grouper autour des gastrozoïdes. Le squelette est d'ailleurs fort différent par sa structure de celui des Hydractinies. Il est composé de fibres calcaires contournées, plus ou moins serrées, mais qui laissent toujours au polypier une structure poreuse. Dans ce cœnenchyme sont creusés les deux sortes de tubes zoïdaux qui communiquent par des canaux horizontaux ou obliques, ramifiés. La colonie affecte toutes les formes possibles; elle peut être encroûtante, massive ou arborescente. — Nombreuses espèces tertiaires et actuelles.

Chez *Distichopora* Lk. les gastrozoïdes sont rangés en une série sur la tranche du polypier rameux et aplati; les dactylozoïdes sont disposés de part et d'autre, de sorte qu'il existe une ligne de gastropores comprise entre deux lignes de dactylopores. Tertiaire et Actuel.

2e FAMILLE. — STYLASTÉRIDÉS.

Les dactylozoïdes sont groupés en cercle autour des gastrozoïdes, les loges qui les renferment se fusionnent de manière à ne plus former que des chambres étoilées : les épines verticales qui séparent les rayons de chaque chambre ne doivent pas être confondues avec des cloisons des Coralliaires comme l'avaient cru les anciens auteurs qui plaçaient les *Stylaster* parmi les Oculines : ces épines alternent en effet avec les dactylozoïdes, tandis que les tentacules des Coralliaires, qui jouent un rôle analogue, sont placés au-dessus des cloisons. Le genre *Stylaster* Gray est miocène et actuel. Chez les formes récentes *Astylus* Moseley, *Cryptohelia* E. H., on assiste à la réduction des cloisons de séparation entre les dactylozoïdes, et la colonie finit par s'individualiser complètement.

M. Edmond Perrier admet que la série progressive constituée par les Hydrocoralliaires, conduit directement au groupe des polypes Coralliaires : un individu de dernière classe serait constitué par une colonie fusionnée de polypes Hydraires, la bouche étant un gastrozoïde et les tentacules des dactylozoïdes. Les cloisons calcaires seraient des productions secondaires, surajoutées, sans analogie avec les parties du squelette des Hydraires : elles manquent d'ailleurs chez les Hydractinies.

Cette théorie intéressante, dont les preuves sont tirées de l'étude des formes vivantes, semble au premier abord prêter à de graves objections

tirées de la Paléontologie. Toutes les formes d'Hydrocoralliaires que nous venons d'énumérer sont relativement récentes; les plus anciennes datent de l'Éocène. On ne peut donc les considérer comme des formes ancestrales des Coralliaires, qui sont beaucoup plus anciens. Elles pourraient d'ailleurs tout au plus servir de types de transition avec les Hexacoralliaires, et non avec les Tétracoralliaires qui sont seuls représentés dans les terrains primaires. Et d'autre part il est difficile d'expliquer pourquoi les Hydrocoralliaires, s'ils avaient existé antérieurement, n'auraient pas été conservés à l'état fossile côte à côte avec les Coralliaires véritables.

Les recherches récentes de Nicholson sur les Stromatoporoïdes sont venues jeter un jour nouveau sur la question. Sans lever encore complètement la difficulté, elles la diminuent sensiblement et laissent concevoir que l'enchaînement découvert par M. Perrier pour les formes récentes a pu réellement se produire de la même façon à l'époque paléozoïque.

3e SOUS-ORDRE. — STROMATOPOROÏDES (1).

Les fossiles de ce groupe se présentent sous l'aspect de masses encroûtantes, plus ou moins massives, parfois ramifiées, à surface rugueuse, pourvue d'épines ou de boutons (fig. 28). Lindström a le premier reconnu que ces masses représentaient des squelettes d'Hydroïdes. Rosen en reprit l'étude en 1867, et Nicholson en 1885, a montré que les Stromatopores se divisaient en deux séries : l'une rappelle par sa structure les Hydractinies et l'autre les Millépores.



Fig. 28. — *Stromatopora tuberculata* Nich. Dévonien de l'Ontario. — Grand. nat. (Nicholson).

A. — *Stromatopores hydractinoïdes.*

Le squelette se compose de lamelles parallèles ou concentriques, traversées par des piliers perpendiculaires. Il n'y a pas de tubes distincts pour les zoïdes; les cavités où ceux-ci pouvaient se retirer ne sont pas distinctes de la masse.

Les Actinostromidés, tels que *Actinostroma* et *Clathrodictyon* Nich. et Murie (fig. 29, A), sont les formes qui ont avec les Hydractinies les plus grands rapports; le squelette consiste en effet en lamelles ondulées, superposées en étages successifs, réunis par des colonnettes verticales. La surface est inégale et souvent couverte de petites épines chez les Labéchidés. Chez *Labechia* Lonsd. (fig. 29, B) les lames horizontales ne sont pas continues,

(1) Nicholson, *Stromatoporoïds. Pal. Soc.*, 1885 et 1888.

mais se résolvent au contraire en planchers courbes, irréguliers, s'appuyant sur les piliers verticaux qui sont très épais. Il

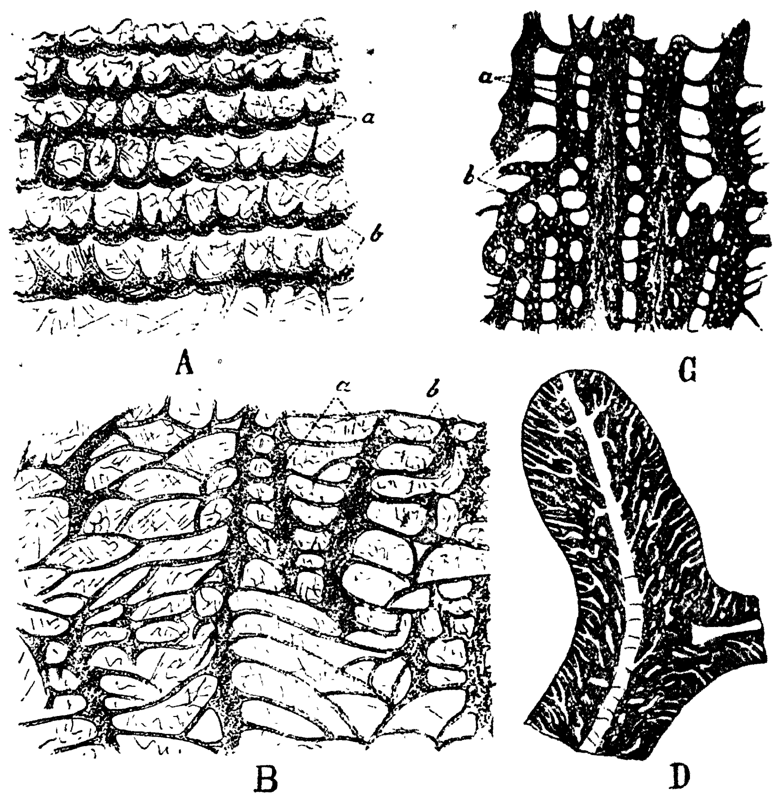


Fig. 29. — Structure des Stromatoporoïdes (coupes verticales). — A, *Clathrodictyum striatellum* d'Orb. Bohémien de Wenlock. — B, *Labechia Canadensis* Nich. et Murie, Trenton Limestone, Ontario. — C, *Stromatopora Benthi* Barg. Eifélien de Paffrath. — *Stachyodes verticellata* M'Coy, Eifélien de Paffrath. — *a*, piliers verticaux. — *b*, cloisons tangentielles (NICHOLSON).

résulte de là que le tissu est vésiculeux. Les *Clathrodictyon* Nich. et Murie font la transition entre les deux types précédents.

B. — Stromatopores Milleporoïdes.

Un grand nombre de Stromatopores ont un squelette constitué, comme celui des Millépores, par des filets calcaires, réticulés, formant un réseau très serré où l'on ne peut distinguer des éléments radiaires et concentriques. Cette masse plus ou moins

finement poreuse est traversée par des tubes allongés, flexueux, mais, dans leur direction générale, normaux à la surface. Ce sont les *tubes zoidaux*. Ils ne sont pas pourvus de parois propres, et sur ce point encore se rapprochent de ceux des Millépores. Il n'y a pas d'homologie entre ces tubes et ceux qui existent à l'intérieur des piliers dans les groupes précédents. Ces tubes communiquent par des ramifications; tous sont *tabulés*. Ils ne diffèrent en somme de ceux des Millépores que par le fait que généralement ils sont tous égaux (fig. 29, *c*). Il y a cependant quelques exceptions. Goldfuss a figuré chez *Stromatopora polyostiolata*, des saillies volumineuses au sommet desquelles on voit un grand pore entouré de plusieurs petits (fig. 30). D'autre part, les formes arborescentes telles qu'*Idiostroma Stachyodes*, etc., présentent suivant l'axe de leur branche un tube axial, tabulé, donnant des branches latérales (fig 29, D) : il est probable que ces canaux logeaient des zoides spéciaux; on est donc vraisemblablement en présence de formes où le polymorphisme des zoides commence à se traduire par une différenciation marquée sur le squelette.

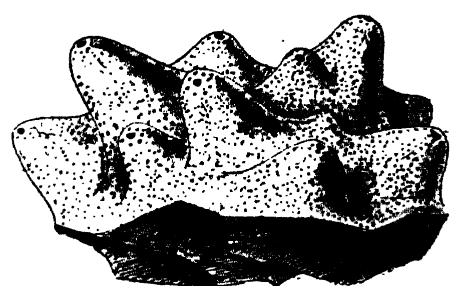


Fig. 30. — *Stromatopora polyostiolata* Barg. Devonien de l'Eifel (Goldfuss).

On voit que les Milleporoides comprennent deux séries distinctes : les Stromatoporidés, à formes encroûtantes (*Stromatopora* Goldf., *Stromatoporella* Nich., etc.), et les Idiostromidés, à squelette cylindrique, ramifié, à tubes axiaux (*Idiostroma, Stachyodes, Amphipora* Nich.). Ce dernier groupe est le plus différencié; il y a même des points de ressemblance entre *Stachyodes* et des Stylastéridés tels que *Distichopora* : dans les deux cas la forme est dendroide, le squelette est perforé d'une multitude de canalicules microscopiques, et les tubes zoidaux sont grands et tabulés. Mais dans *Stachyodes* la distinction des tubes en deux séries est difficile à établir.

Ajoutons enfin que des genres tels que *Stromatoporella* font, au point de vue de la structure du test, la transition entre les Hydractinoïdes et les Milleporoïdes.

Il nous reste, avant de quitter les Stromatopores, à parler de trois particularités anatomiques intéressantes qu'on observe dans divers groupes : les astrorhizes, les cavités génitales et les caunopores.

1° Les *Astrorhizes* (Carter) sont des canaux ramifiés, disposés en systèmes étoilés dans l'épaisseur de la lame superficielle et aussi parfois des autres lames (fig. 31). Ces canaux se voient à la surface sous forme de saillies. Il n'est pas douteux qu'ils ne soient homologues des canaux superficiels ramifiés de la surface des Hydractinies et aussi des canaux du cœnosarque des Millépores. Ces canaux sont disposés en étoile autour d'un centre; les ramifications vont en diminuant de plus en plus, et finalement les derniers ramuscules mettent en communication les systèmes voisins. Souvent ces canaux sont tabulés. Ils sont toujours dépourvus de parois propres. Ils font défaut dans quelques espèces.

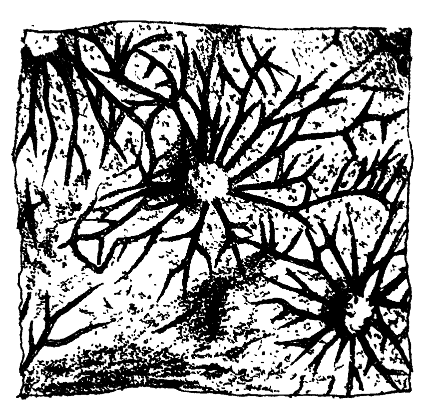


Fig. 31. — Astrorhizes des Stromatoporoïdes (*Stromatoporella Eifeliensis* Nich.). Eifélien, Gerolstein. Grand nat. (NICHOLSON).

2° Les organes reproducteurs étaient peut-être logés, chez les Stromatopores dans des cavités spéciales ou *ampoules* analogues à celles qu'on observe chez les Millépores. Ces vésicules, parfois volumineuses, peuvent être irrégulièrement divisées par des planchers. On les trouve à toutes les profondeurs; mais elles n'ont pas été encore reconnues dans tous les genres.

3° Philipps a décrit sous le nom de *Caunopora* et considéré comme des formes distinctes des Stromatopores, des fossiles formés par un cœnenchyme lamellaire ou tubulé, semblable à celui des divers Stromatopores, mais traversé par de larges tubes à parois propres. Ces tubes présentent des cloisons obliques s'appuyant les unes les autres de manière à circonscrire un tube central et des loges latérales. La détermination de ces fossiles présente la plus grande difficulté. Tout d'abord on ne peut plus admettre qu'il s'agisse de formes spéciales nettement déterminées : des tubes semblables existent à l'intérieur de masses de cœnenchyme très diverses, qu'on peut rapporter à des formes connues de Stromatopores, et inversement; le genre *Caunopora* ne peut donc pas être conservé. L'hypothèse la plus naturelle consiste à voir là un phénomène de symbiose. Il existe dans les mêmes terrains des fossiles constitués par des tubes ramifiés ou anastomosés, sans aucun cœnenchyme. Ce sont les *Syringopora* et les *Aulopora*, dont la position systématique est encore douteuse. Des tubes de *Syringopora* et d'*Aulopora* auraient été empâtés dans de véritables Stromatopores et s'accroîtraient en même temps. Cette opinion, soutenue par Nicholson, est appuyée principalement sur l'existence de parois propres et l'absence de communication entre ces tubes et les lacunes ou les tubes zoïdaux environnants. Des faits de symbiose analogues ne sont pas rares dans d'autres groupes : c'est ainsi que *Cryptangia parasitica*, un Coralliaire miocène du groupe des Astréides, est empâté par des colonies de Bryozoaires du genre *Cellepora*.

Les Stromatoporoïdes montrent, on le voit, l'apparition du type Hydrocoralliaire dans les terrains anciens. Peut-être les recherches que Nicholson poursuit activement nous montreront-elles aussi comment s'est constitué le type Coralliaire aux dépens de ces formes plus simples.

4e SOUS-ORDRE. — CALYPTOBLASTES.

Avec les **Campanularidés** nous reprenons l'étude d'une série nouvelle de polypes hydraires qui peuvent aussi présenter des variations morphologiques intéressantes, dont l'examen est du domaine de l'Anatomie comparée. Dans cette série, le périderme est bien développé et présente des loges ou *hydrothèques* qui contiennent chacune un polype.

Le type de périderme le plus simple qui soit conservé à l'état fossile est celui de *Corynoïdes* Nich. de l'Ordovicien d'Écosse. Il consiste en de simples tubes isolés de forme conique, élargis à l'une des extrémités en un pavillon denté. *Palæocoryne* Dunc. et Jenk. est une forme coloniale, avec une tige et des branches calcaires (Carbonifère). La position systématique de ces fossiles est encore douteuse.

Les Sertularidés et les Campanularidés forment des colonies arborescentes, pourvues d'une enveloppe générale chitineuse; les polypes sont logés dans de petites cavités ou *hydrothèques* formées simplement par l'expansion du périderme général. Les éléments reproducteurs se développent dans des *capsules ovariennes* ou *gonothèques*, entourées aussi d'une enveloppe chitineuse.

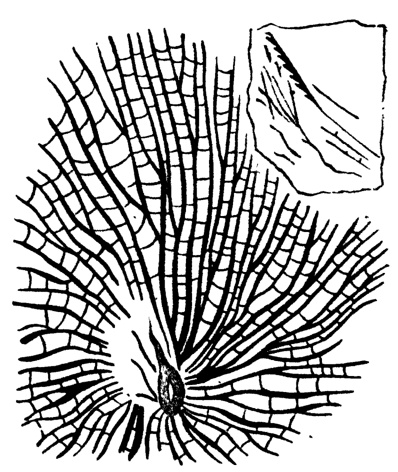


Fig. 32. - *Dictyonema retiforme* Hall (Bohémien) (Dames).

On n'a pas trouvé dans les couches primaires de forme pouvant être rapprochée exactement d'un genre actuel de Sertulaire. Mais il existe de nombreuses empreintes de colonies que l'on peut avec une grande probabilité ranger dans ce groupe. Tel est par exemple *Dendrograptus* Hall du Cambrien supérieur et de l'Ordovicien. C'est une forme ramifiée, branchue, presque dichotome, semblable à une algue, avec son pied; chaque branche se termine par une série de petites hydrothèques disposées d'un seul côté.

Dictyonema Hall se compose d'un réseau de branches rayonnant autour d'un centre, souvent bifurquées, et réunies par

des branches transversales (fig. 32). Les hydrothèques sont rangées en une courte série à l'extrémité de chaque branche (Cambrien supérieur — Dévonien moyen).

Groupe des Graptolites.

Les *Calycoblastes* étaient très abondamment représentés aux époques anciennes par un groupe riche en formes variées, et complètement éteint depuis le Dévonien.

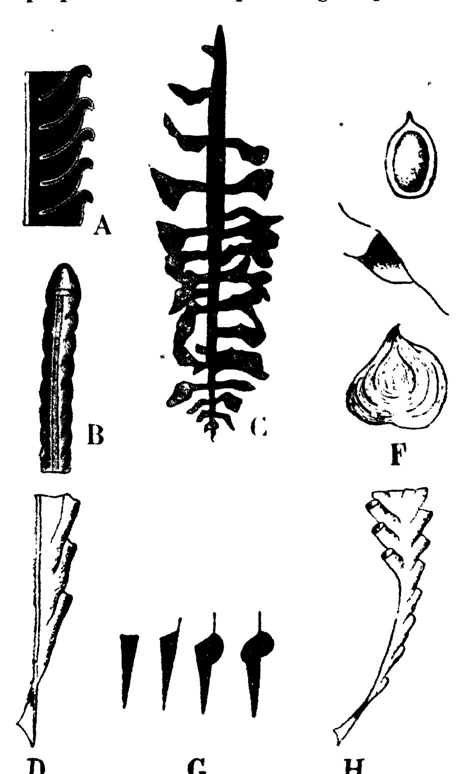


Fig. 33. — Organisation des Graptolites. — A B, *Monograptus priodon* Bronn. Coupe médiane et vue dorsale (grossie). — C, Gonangies de *Diplograptus Whitfieldi* Hall (HALL). — D, Partie inférieure de *M. gregarius* montrant la sicula. — F, Capsules ovariennes (*Dawsonia*). — G, Développement des Diprionidés. — H, Partie inférieure de *D. morphograptus* (NICHOLSON).

Organisation. — Les *Graptolites* sont représentés dans les schistes primaires par des empreintes charbonneuses provenant de la transformation du périderme chitineux de la colonie.

Parfois celui-ci est remplacé par de la pyrite ou un silicate hydraté blanc et soyeux. Comme chez les Sertularidés, l'hydrosome des Graptolites présente un canal cylindrique commun et continu ; mais ici ce canal est bordé par une tige pleine formant l'axe de la colonie. Celle-ci diffère de celle des Hydraires actuels en ce qu'elle n'est pas fixée au sol, et semble libre ou flottante. Les loges ou *hydrothèques* sont disposées de diverses manières le long du canal avec lequel elles communiquent par leur ouverture inférieure. Elles sont généralement saillantes et débordent les unes sur les autres; parfois elles sont allongées et très intimement unies dans leur longueur. Les cellules sont

souvent disposées sur un seul rang le long de l'axe (fig. 33, A, B, C), d'autrefois il existe un canal de chaque côté de l'axe et les cellules sont disposées sur deux rangs.

Ordinairement l'axe se prolonge un peu au delà des premières cellules et se termine par une petite pièce aiguë appelée *sicula* (D). Tantôt de la sicula part un seul axe; tantôt il en part deux ou plusieurs qui peuvent se grouper de diverses manières. L'axe peut aussi se prolonger au delà des dernières cellules.

Le mode de développement des Graptolites a été étudié, et l'on a quelques données sur leur mode de reproduction. Dans certains cas, on a retrouvé le long de l'axe, de chaque côté, des séries de bourgeons irréguliers, pédicellés, plus grands que les cellules. Il est probable que ces productions représentent les *gonangies*, ou sacs ovariens (E), dans lesquels se développent les éléments sexués chez les Sertularidés. Nicholson attribue la même signification à de petites capsules cornées, pédicellées, qu'il a décrites sous le nom de *Dawsonia*, et qui ressemblent un peu à des écailles de papillon. Ces petits sacs sont épars dans les couches à Graptolites, et sont tout à fait analogues aux gonangies des Sertulaires (fig. 33, F).

L'on sait, d'autre part, comment se développe la colonie (G). La *sicula* apparaît la première, sous forme d'un tube corné où se développe ensuite un axe solide. Sur la sicula, qui s'allonge, se forme un premier bourgeon, rudiment de la première loge; les autres bourgeons apparaissent en des points variables, tantôt d'un seul côté de l'axe (Monoprionidés), tantôt des deux côtés (Diprionidés). Ces bourgeons donnent naissance soit à des hydrothèques, soit à de nouveaux rameaux chez les formes composées. Il n'y a rien de général relativement à l'ordre d'apparition des bourgeons.

Jamais on n'a trouvé de Graptolites fixés : les colonies étaient libres, ou plutôt vivaient probablement dressées dans la vase, comme le sont actuellement les Pennatules et les Vérétilles.

Affinités. — La majorité des Paléontologistes admettent que les Graptolites constituent un type aberrant des *Hydrozoaires*. La comparaison avec les Sertularidés peut en effet se poursuivre assez loin : dans les deux cas, les hydrothèques sont adjacentes, disposées le long d'un canal sur un ou deux rangs et il existe des cellules génitales séparées. Seulement dans les Sertularides, il n'existe pas d'axe solide. Pour Allman les Graptolites seraient bien une famille d'Hydraires, mais en représenteraient un type très ancien et dégradé. Les cellules en effet se rapprocheraient, non pas de celles qui contiennent les polypes normaux, chez les Sertularidés actuels, mais de cellules plus petites qui logent des masses protoplasmiques pouvant émettre des prolongements amiboïdes. Allman a décrit ces productions sous le nom de Nématophores, et il pense que les cellules des Graptolites devaient être

occupées par de semblables Nématophores. Il est difficile de donner des preuves bien convaincantes de cette hypothèse ingénieuse.

Les affinités avec les Bryozoaires peuvent être plus facilement défendues. Les *Vesicularia* et des genres voisins ressemblent aux Graptolites ; mais les Bryozoaires sont dépourvus de canal commun et leurs loges ne communiquent pas entre elles ; chez les Stolonifères, les tubes sont coupés de distance en distance par des cloisons, et les loges ne sont pas contiguës. *Rhabdopleura* seul, parmi les Bryozoaires, a un axe solide continu, mais il ne ressemble guère aux Graptolites.

D'autres auteurs constatent, avec Neumayr, qu'il est singulier de voir les Sertularidés apparaître à l'époque actuelle sans être reliés aux derniers Graptolites, qui disparaissent dans le Dévonien, par aucun groupe analogue ; les conditions de conservation pour des squelettes chitineux ont cependant été maintes fois plus favorables qu'au début des temps primaires. Sommes-nous donc en présence d'un de ces groupes absolument isolés, éteints, sans descendants, dont il faut renoncer à connaître jamais l'organisation ? Le fait est possible ; néanmoins, nous ne pouvons ici que nous conformer à l'opinion la plus répandue et la plus vraisemblable, celle de Hall, Nicholson, Hopkinson, Lapworth, que partage aussi Zittel : les Graptolites représentent, suivant toute probabilité, un groupe éteint de polypes hydraires.

Répartition statigraphique. — Les Graptolites se rencontrent en très grande abondance à peu près partout où il existe des schistes siluriens. Mais si le nombre des individus est immense, leur conservation est souvent peu satisfaisante et la détermination des espèces difficile. Néanmoins leur répartition a été bien établie par les géologues anglais et suédois. Hopkinson, Nicholson et surtout Lapworth en Angleterre, Linnarson et Tulberg en Suède, ont montré que les mêmes formes apparaissaient partout simultanément : la constance absolue des zones à Graptolites, qui est déjà frappante si l'on s'en tient à l'Europe du Nord-Ouest, où la série est complète, devient encore plus intéressante si l'on observe que certains niveaux se retrouvent avec les mêmes associations de formes dans les régions les plus éloignées, telles que le Canada, l'Australie, etc.

Nous nous bornerons à présenter un tableau renfermant les genres les plus communs.

Cambrien supérieur.	*1re zone* (7 espèces, 4 genres).	*Didymograptus.* *Phyllograptus.*	
Ordovicien.	*2e zone* (Système d'Arenig, couches de Québec).	*Didymograptus.* *Trichograptus.* *Schizograptus.*	*Dichograptus.* *Diplograptus.* *Phyllograptus.*
	3e zone (Schistes de Llandeilo).	*Didymograptus.* *Cœnograptus.* *Dicranograptus.*	*Diplograptus.*
	4e zone (Groupes de Bala et Caradoc).	*Pleurograptus.* *Diplograptus.*	*Retiolitus.*
	5e zone (Couches de Llandovery).	*Monograptus* (dominent). *Rastrites.* *Diplograptus.*	*Retiolites.*
Bohémie n.	*6e zone* (Couches de Wenlock et Ludlow).	Mêmes genres.	

Ce tableau montre que les formes qui ont apparu les premières ne sont pas les formes simples, telles que *Monograptus*, comme on serait tenté de

le croire; ce sont les formes à deux rangs de loges, ou à un seul rang mais à axe double, et même plus compliquées.

Classification. — La classification adoptée pour les Graptolites est celle de Lapworth. On doit mettre d'abord à part le petit groupe aberrant des Rétiolitidés. Les formes de cette famille sont dépourvues de sicula, et les loges, disposées sur deux rangs, partent d'un seul canal commun. Les hydrothèques sont envahies plus ou moins complètement par un réseau lâche de fibres cornées (fig. 35, E).

Les *Graptolitidés* proprement dits se divisent en deux groupes : les Monoprionidés, où les cellules sont disposées d'un seul côté de l'axe; et les Diprionidés, où l'axe est bordé de chaque côté par une rangée de cellules ; il y a deux canaux longitudinaux.

1re FAMILLE. — MONOPRIONIDÉS.

La forme la plus simple est celle des *Monograptus* Gein. (fig. 34, A, B, C), où l'hydrosome est simple, linéaire, formé d'une seule série de cellules. Ce genre comprend un grand nombre d'espèces caractérisées par la forme rectiligne, courbée, spirale, etc., de la colonie. Imaginons deux *Monograptus* soudés par leur sicula, et formant entre eux un angle plus ou moins ouvert, les cellules étant tournées vers l'intérieur de l'angle : nous avons le genre *Didymograptus* M'Coy (D).

Si deux *Didymograptus* sont soudés par leur sicula, on a le genre *Tetragraptus* Salter, formé de quatre branches rayonnantes (E).

Chez *Dichograptus* Salt., huit tiges naissent d'une même sicula, et la partie proximale de toutes ces tiges est enveloppée d'un disque central corné.

Loganograptus Hall (Ordovicien) dérive du précédent par dichotomie des branches principales.

Enfin, *Clonograptus* Hall comprend encore un plus grand nombre de rameaux.

Rastrites Barr. est remarquable par la distance considérable qui sépare les hydrothèques; celles-ci ont la forme de longues épines (fig. 34, G).

La série précédente, avec les genres accessoires qui s'y rattachent, est la plus importante de la famille des Monoprionidés; mais il faut citer encore les Leptograptidés, dont l'hydrosome est irrégulièrement ramifié. En particulier chez *Cœnograptus* Hall (fig. 34, F), de la sicula partent deux branches principales

courbes, dépourvues d'hydrothèques, sur lesquelles naissent des rameaux latéraux portant les hydrothèques.

Enfin, le genre remarquable *Dicranograptus* Hall peut être

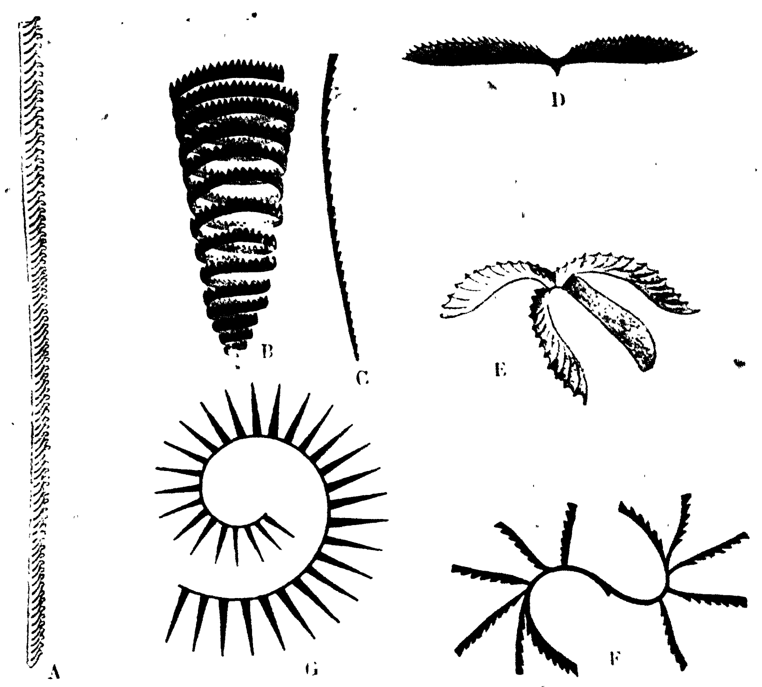


Fig. 34. — Monoprionidés. — A, *Monograptus priodon* Bronn. — B, *Monograptus turriculatus* Barr. — C, *Monograptus Nilsonni* Barr. — D, *Didymographus pennatulus* Hall. — E, *Tetragraptus bryonoides* Hall. — F, *Cœnograptus gracilis* Hall. — F, *Rastrites Linnæi* Barr. (Barrande et Hall).

considéré comme formé de la soudure de deux branches par leur face dorsale, les cellules étant par suite ouvertes en dehors.

2e famille. — Diprionidés.

Les formes de *Diprionidés* sont bien moins variées : la plus simple appartient au genre *Diplograptus* M'Coy (fig. 35, B), qu'on peut considérer comme formé par l'accolement de deux *Monograptus* par leurs faces dorsales. Ce genre est subdivisé en nombreuses sections.

Phyllograptus Hall (fig. 35, C) est formé par quatre branches à une seule rangée de cellules soudées par leur axe. Les cellules sont très allongées. La section de la colonie figure une

croix. On fait quelquefois de ce genre le type d'un groupe spécial, celui des TÉTRAPRIONIDÉS (fig. 35, C, D).

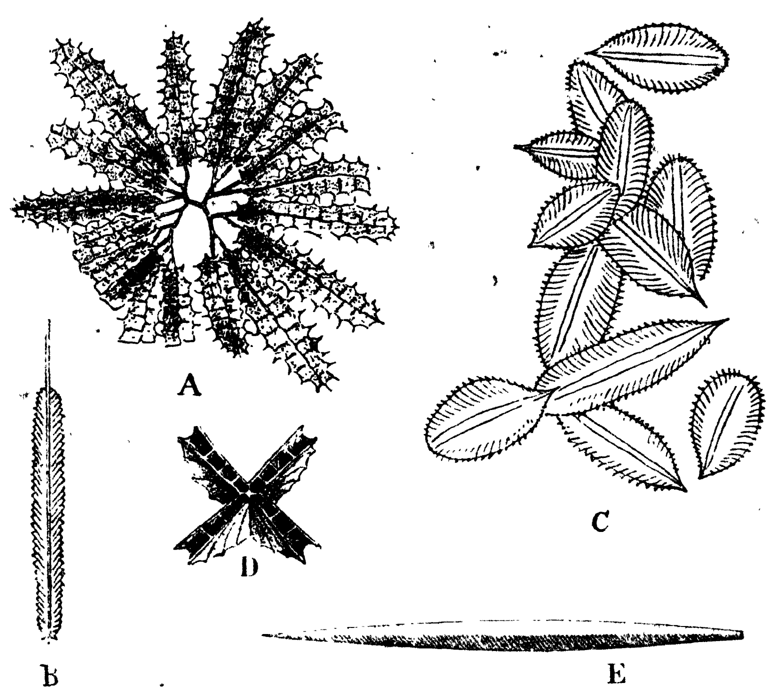


Fig. 35. — Diprionidés. — A, *Ptilograptus plumosus* Hall. — B, *Diplograptus pristis* Hall. — C *Phyllograptus typus* Hall. Ordovicien du Canada. — D. Le même; coupe transversale. — E, *Retiolites Geinitzianus* Barr. (HALL).

5e SOUS-ORDRE. — TRACHYMÉDUSES.

Les Polypes hydraires du groupe des Campanulaires se reproduisent par l'intermédiaire de *Méduses :* ce sont des organismes qui naissent, comme les polypes, par bourgeonnement sur d'autres polypes, autour des éléments sexuels, se détachent ensuite en emportant ceux-ci, et mènent une vie indépendante. Mais il existe d'autres Méduses qui ne passent jamais par l'état de polypes hydraires : ce sont les *Trachyméduses*. Ces dernières sont représentées à l'état fossile. Des empreintes de Méduses, trouvées dans les schistes lithographiques de Solenhofen, ont été rapportées par Hœckel à la famille des TRACHYNÉMIDES (*Trachynemites* Hœck.) et aux ŒGINIDÉS (*Palœgina* Hœck). Ce dernier genre est représenté par une espèce gigantesque pourvue de huit tentacules.

2e Ordre. — ACALÈPHES.

Les Méduses de grande taille, qui constituent le groupe des *Acalèphes* ou *Discophores*, ont une organisation bien plus compliquée que les précédentes. Elles ont aussi laissé des empreintes à Solenhofen.

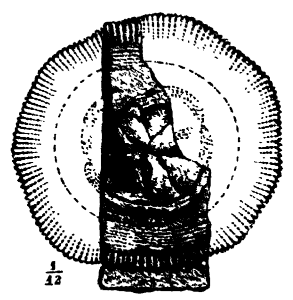


Fig. 36. — *Rhizostomites admirandus* Hœck. (Ptérocérien, Solenhofen). La partie claire est restaurée (ZITTEL).

Les *Rhizostomites* Hœck. sont représentés par des moules, où les détails s'observent d'une manière remarquable. Au centre se voit une empreinte en forme de croix laissée par les bras buccaux, analogues à celui des Méduses actuelles (fig. 36).

Des empreintes de Méduses ont été trouvées aussi dans le silex de la craie sénonienne.

Nathorst rapporte aux Acalèphes des fossiles curieux du Cambrien (fig. 37, A). Ce sont des sortes de pyramides à quatre ou

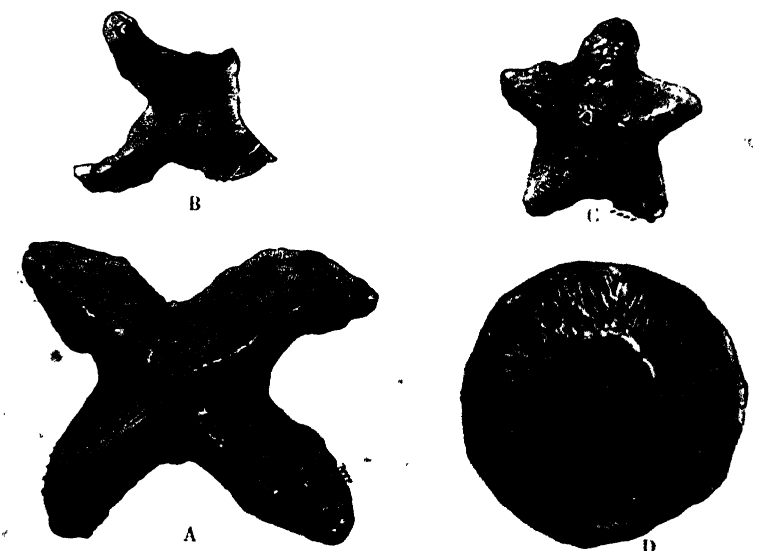


Fig. 37. — Organismes siluriens décrits comme Méduses. — A, *Spatangopsis* (Cambrien inférieur de Suède). — B, C, Moule en plâtre de la cavité d'une Méduse vivante. — D, Empreinte d'une Méduse du Cambrien de Suède (NATHORST).

cinq lobes, que cet auteur considère comme ayant été produits par l'introduction d'une boue fluide dans les cavités des Méduses.

En effectuant, avec du plâtre, des moulages sur des Méduses vivantes, Nathorst a réalisé des formes tout à fait analogues (B). Il considère comme produites par la trace des Méduses nageant près du sol, les empreintes connues sous le nom d'*Eophyton* et de *Fucoïdes* qui abondent dans les mêmes terrains; il a réalisé aussi des traînées du même genre, en faisant ramper des Méduses au contact d'un sol peu résistant. Si ces vues ingénieuses sont exactes, comme cela est vraisemblable, on voit que les Méduses remonteraient à la période la plus reculée.

Le troisième ordre des Hydroméduses, celui des **SIPHONOPHORES**, n'est pas connu à l'état fossile.

Phylogénie. — La Paléontologie ne fournit aucun renseignement sur la phylogénie des Hydroméduses. L'Anatomie comparée et l'Embryogénie permettent au contraire de réaliser un enchaînement très satisfaisant pour l'ensemble du groupe. Nous avons à retenir ici seulement la haute antiquité de ces formes, qui paraissent différenciées dès le Cambrien comme elles le sont de nos jours. Deux groupes éteints présentent un intérêt spécial, celui des Graptolites et celui des Stromatoporoïdes.

2e Classe. — CORALLIAIRES.

Polypes simples ou associés en colonies, de taille généralement beaucoup plus grande que les Polypes hydraires. La bouche donne accès dans un tube œsophagien, qui débouche dans une vaste cavité gastro-vasculaire. Celle-ci se prolonge dans les tentacules. Des septa charnus (replis mésentéroïdes) divisent la cavité viscérale, et alternent avec les tentacules.

Caractères généraux — Les parties dures sont très variables. Elles peuvent manquer tout à fait (*Actiniaires*), ou se réduire, dans des formes coloniales, à un axe corné, arborescent (*Antipathaires*), ou bien formé de spicules plus ou moins soudés par une substance calcaire amorphe. Les *Gorgonidés* ont un axe corne entouré par une couche épaisse de spicules. D'autres fois, les polypes sont soutenus par une muraille extérieure et des cloisons calcaires, qui alternent avec les septa charnus (*Madréporaires*).

Le nombre des tentacules est, dans une certaine mesure, caractéristique des grandes divisions des Coralliaires. Les *Alcyonnaires* ont constamment huit tentacules qui sont pectinés, et alternent avec huit replis mésentéroïdes. Les *Zoanthaires* en ont un nombre bien plus considérable qui est, le plus souvent, un multiple de 4 ou de 6.

1er Ordre. — ALCYONNAIRES.

Coralliaires dont les tentacules, bordés de pinnules, sont toujours au nombre de huit.

Si les polypes d'Alcyonnaires présentent une très grande constance dans l'arrangement des parties vivantes, il n'en est pas de même pour ce qui concerne le squelette. Celui-ci peut manquer complètement, ou se réduire à un axe calcaire compact. Ordinairement, il se compose de *spicules* ou *sclérites* disséminés dans la masse du corps. Ces sclérites sont, en certains points, emprisonnes par une substance cornée ou plus rarement calcaire, qui forme l'axe du squelette colonial. Enfin, dans d'autres cas, les polypes peuvent se rétracter dans des tubes réunis par un cœnenchyme ou par des plateaux.

Parfois l'examen du squelette isolé ne donne aucun renseignement sur l'organisation de l'animal, et ce n'est que par comparaison avec les formes vivantes que l'on peut déterminer si un squelette de Coralliaire appartient bien à un Alcyonnaire. Ainsi, l'on a longtemps considéré comme des Madréporaires les *Heliopora*. Le cœnenchyme de ces animaux est en effet composé de calcaire cristallin ; les calices sont des tubes profonds, où l'on voit douze cloisons égales, et il était naturel de supposer que le nombre des tentacules était le même. Mais Moseley a établi que les parties molles du polype d'*Heliopora* ne se moulaient en aucune façon sur le squelette; le polype est au fond du calice, et présente huit tentacules. Ce genre doit donc être reporté parmi les Alcyonnaires. Cette discordance est, il est vrai, tout à fait exceptionnelle ; d'ailleurs, les Alcyonnaires ont, en général, un calice très réduit où ne se voit pas trace de cloisons.

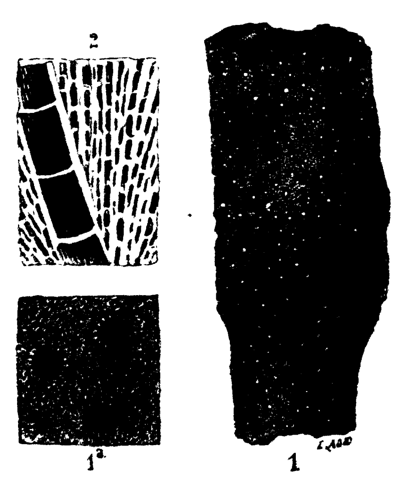


Fig. 38. — Hélioporidés. — 1, *Heliopora cærulea* Bl. (actuel). — 1*a*. Le même grossi. — 2, *Heliopora Partschii* Reuss. Turonien du Salzkammergut. Coupe longitudinale des calices.

Les *Heliopora* Bl., qui ont apparu dans le Crétacé, sont les plus

anciens des Alcyonnaires dont la nature ne puisse être mise en doute; ce sont encore ceux dont le squelette est le plus développé (fig. 38). La colonie, massive ou lobée, est formée de deux sortes de zoïdes, qui occupent des cavités de deux grandeurs. Les polypes normaux habitent des loges dites *autopores*; les polypes asexués occupent des tubes plus petits (*siphonopores*) qu'on avait pris pour des pores du cœnenchyme. Les deux sortes de tubes sont tabulés. Le nombre 12 pour les cloisons des autopores, réalisé chez la forme actuelle *H. cœrulea*, n'a rien de constant, et il peut atteindre 35 chez *H. Partschii* du Crétacé. Par une exception remarquable chez les Zoanthaires, le squelette est composé de calcaire *cristallin*, disposé en fibres rayonnantes ou parallèles (1).

Tubiporidés. — Une colonie de *Tubipora* se compose de polypiérites cylindriques, jamais accolés, maintenus parallèles par des lames transversales équidistantes, qui ne pénètrent pas à l'intérieur des corallites. A l'intérieur de chaque tube est un tube axial qui se dilate au niveau de chaque lame; des canalicules compris dans l'épaisseur des traverses s'ouvrent dans les calices et les mettent ainsi en communication. Ce genre est *récent*, nous verrons plus loin que le groupe des Syringoporidés présente avec lui certaines analogies extérieures; aussi a-t-on cru parfois que ces dernières formes devaient être groupées dans les Alcyonnaires près des Tubipores; des différences importantes n'autorisent pas cette manière de voir : ainsi *Tubipora* n'a pas de planchers ni de tissu vésiculeux, ni de cloisons longitudinales même rudimentaires, et le squelette est formé de spicules distincts (Nicholson).

La substance calcaire pénètre complètement la substance cornée axiale dans les Gorgonellidés qui reproduisent assez exactement la plupart des formes des Gorgonidés proprement dits où l'axe est simplement chitineux et recouvert d'une couche corticale de spicules indépendants. La première famille est probablement représentée dans le Miocène; mais il est difficile de décider si l'on est en présence d'axes d'Antipathaires ou d'Alcyonnaires.

L'axe des Pennatulidés est encore plus réduit par rapport à l'ensemble de la colonie. Chez *Virgularia*, *Pavonaria*, c'est une longue tige calcaire de section circulaire ou quadrangulaire, de laquelle on a rapproché les *Graphularia* E. H. de l'Éocène de l'Angleterre et de l'Égypte. Ce fossile avait d'abord été pris pour une Bélemnite. La tige se réduit beaucoup chez *Pennatula* et disparaît chez *Verctillum* et *Renilla* qui sont inconnues à l'état fossile.

Dans les autres genres d'Alcyonnaires le Polypier ne forme pas de calices où le polype puisse se rétracter; seulement chez les Gorgonidés et les Alcyonidés, on aperçoit de très petites ouvertures qui correspondent à chaque polype, et qui servent au passage d'un canal. Le squelette dans son ensemble forme des masses compactes, lobées ou arborescentes à l'intérieur de la colonie. Outre les spicules isolés dans les parties molles, il existe un axe compact, formé de spicules agglutinés par une masse homogène dans *Corallium* Tournef., qui apparaît dans le Jurassique. Chez les Isididés (*Isis*, *Mopsea*), l'axe est formé de parties alternativement cornées et calcaires; celles-ci, étant seules conservées par fossilisation, apparaissent sous la forme de courtes baguettes (Tertiaire).

(1) L'on rapproche ordinairement des *Heliopora* la famille importante des Héliolitidés, mais certaines particularités rendant douteuse leur détermination comme Alcyonnaires, nous en renvoyons l'étude à la fin du chapitre.

2e Ordre. — ZOANTHAIRES

Les Zoanthaires sont les plus importants des Cœlentérés, au point de vue paléontologique. Deux des sous-ordres qu'ils renferment, les *Antipathaires* et les *Actiniaires*, ayant un squelette chitineux ou nul, ne sont pas conservés par la fossilisation. Les *Madréporaires*, au contraire, pourvus d'un squelette calcaire, *sont très abondants dans les couches géologiques. Ils sont parfois* assez abondants pour former des constructions coralliennes qui présentent la plus grande analogie avec les récifs actuels, quoique les types qui les forment soient parfois très différents.

1er SOUS-ORDRE. — MADRÉPORAIRES.

§ 1. — Description des Polypiers.

Un polype de Madréporaire, qu'il soit simple ou fasse partie d'une colonie, est toujours pourvu d'un squelette propre que nous allons examiner tout d'abord. Si le polypier est composé, entre les calices se disposent des parties nouvelles que nous étudierons ensuite.

On appelle *polypiérite* ou *corallite* le squelette d'un individu isolé, ou bien de l'un des individus d'une colonie (fig. 39).

Les parties essentielles que présente un polypiérite sont la *muraille* et les *cloisons*.

La *muraille* (*theca*) correspond à la paroi viscérale du polype (fig. 39, *m*); elle adopte sa forme qui peut être circulaire, aplatie ou polygonale. Les *cloisons* (*s*) sont des lames rayonnantes partant de la muraille et se dirigeant vers le centre du polypier. Les cloisons calcaires sont toujours dans les intervalles des septa charnus, c'est-à-dire au milieu des *loges* du calice, elles sont par suite sous-jacentes aux tentacules.

La muraille et les cloisons se retrouvent dans presque toutes les formes; elles peuvent cependant avorter dans quelques cas. Toutes les productions calcaires qui se développent à l'intérieur de la muraille sont dites *endothécales;* celles qui sont à l'intérieur sont *exothécales*. La cavité comprise à l'intérieur de la muraille garde le nom de *chambre viscérale;* celle qui est libre en dedans et au-dessus de la couronne formée par les cloisons reçoit plus spécialement le nom de *calice* (*k*); enfin, les espaces compris entre les cloisons sont les *chambres intercloisonnaires* (*i*).

Formations endothécales. — Du fond du calice s'élève souvent une colonnette située au centre du polypier. Si elle est

indépendante des cloisons, on l'appelle *columelle* (*c*). Entre la columelle et les cloisons existent parfois de petites lames verticales partant du fond du calice, et situées dans les mêmes rayons que les cloisons, ce sont les *palis* (*p*). Mais parfois, les cloisons se

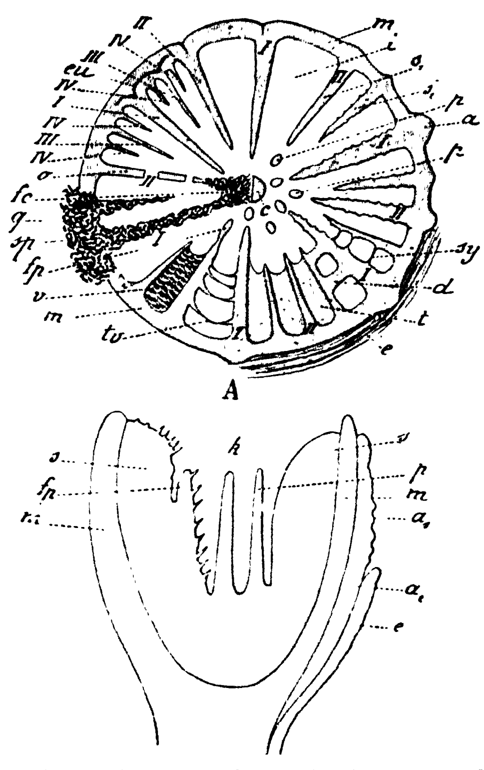


Fig. 39. — Disposition schématique des parties du squelette d'un Madréporaire. — A, Coupe horizontale d'un polypiérite. — B, Coupe verticale passant par deux cloisons opposées.

a, côtes ; *c*, columelle ; *d*, dissépiments ; *e*, épithèque ; *eu*, muraille indépendante des cloisons (*Euthecalia*) ; *fc*, fausse columelle ; *fp*, faux pali ; *i*, loges intercloisonnaires ; *k*, calice ; *m*, muraille ; *o*, pores des cloisons (Fungidés) ; *p*, pali ; *q*, cœnenchyme spongieux (*Perforés*) ; *s*, cloisons ; *sy*, synapticules ; *t*, tables ou planchers ; *to*, traverses vésiculeuses ; *v*, tissu vésiculeux.

I, II, III, IV. — Cloisons des quatre premiers cycles.

rejoignent vers le centre, et leurs prolongements en se subdivisant peuvent former une masse spongieuse (*fc*) ; ou bien, en s'unissant, ils donnent une colonnette styliforme appelée *fausse columelle*. De même, les cloisons peuvent porter des lobes saillants ou des épines, simulant des palis indépendants : ce sont les *faux palis* (*fp*).

Les cloisons peuvent être lisses (*s*) ou granuleuses (s_1); elles peuvent porter sur leur bord libre ou sur leur tranchant des épines saillantes. Les épines des faces latérales de deux cloisons voisines peuvent croître à la rencontre l'une de l'autre et former des trabécules unissant ces deux cloisons (*sy*) : ce sont les *synapticules* (*Fungidés*). Si ces productions s'élargissent et forment des lamelles (*d*), on les appelle *dissépiments* ou *traverses* horizontales (*Astréidés*). Les loges interseptales sont subdivisées par ces productions nouvelles qui se forment de bas en haut à mesure que continue la croissance du polype. Celui-ci abandonne graduellement les portions inférieures du calice, qui restent vides, et accroît son polypier par le haut.

Les traverses peuvent devenir plus étendues et intéressent simultanément plusieurs loges intercloisonnaires (*t*), elles deviennent des *planchers* (*tabulæ*). Ceux-ci sont incomplets, s'ils ne s'étendent pas dans toute la largeur du calice, ou complets si chacun d'eux traverse le calice dans toute son étendue. Dans ce dernier cas, en particulier, il peut arriver que sur leurs bords les planchers se subdivisent en lamelles obliques, souvent courbes, s'appuyant les unes sur les autres et formant par leur ensemble un tissu vésiculeux (*tv*). Enfin, le tissu vésiculeux peut remplacer complètement les planchers (*v*), dont la disposition horizontale peut être absolument masquée (*Cystiphyllum*).

Grandeur des cloisons — Les cloisons d'un polypier quelconque ne sont jamais égales entre elles. Si elles le paraissent au premier abord, on peut se convaincre, en faisant des sections, que les cloisons ne partent pas toutes du fond du calice et ne se prolongent pas également vers le centre.

Milne-Edwards et J. Haime ont donné le nom de *cycle* à l'ensemble de toutes les cloisons d'une grandeur déterminée. On trouve fréquemment 4 ou 6 cloisons plus fortes, que l'on appelle cloisons *primaires*, et le nombre de ces cloisons définit deux groupes distincts de Madréporaires, les ***Tétracoralliaires*** et les ***Hexacoralliaires*** (fig. 40, A, *h*, *g*, *s* et B, 1). Chez ces derniers, avec les cloisons primaires alternent 6 cloisons secondaires; puis on trouve 12 cloisons du 3ᵉ cycle, 24 du 4ᵉ et ainsi de suite ; les cloisons de chaque cycle sont situées chacune dans une des chambres formées par l'ensemble de deux cloisons adjacentes des cycles supérieurs.

Chez les Tétracoralliaires, on ne trouve jamais que deux cycles de grandeur pour les cloisons.

Formations exothécales. — Les septa se prolongent fréquemment en dehors de la muraille par des *côtes* (fig. 39, *a*) plus

ou moins saillantes qui peuvent être lisses (*a*,) ou épineuses (*ar*). Il est très rare que les côtes alternent avec les cloisons au lieu de leur correspondre (*Dasmidés*).

En dehors de la muraille, le polypier peut être recouvert par une production calcaire lamellaire, l'*épithèque* (*e*), qui se rencontre également chez les formes simples et les formes composées. Dans ce dernier cas, l'épithèque protège la base de la colonie. L'épithèque présente généralement des stries ou des plis d'accroissement concentriques.

Si les polypiérites sont associés de manière à former des colonies, ils peuvent être juxtaposés exactement par leurs murailles;

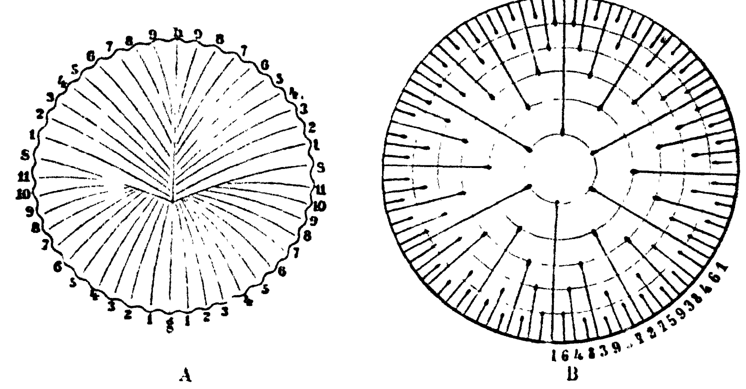


Fig. 40. — Schéma montrant l'ordre d'apparition des cloisons des Madréporaires. — A, *Tétracoralliaires*, d'après Kunth et Dybowski — *h*, cloison principale; *g*, cloison ventrale; *s*, cloisons latérales. — 1 à 11, cloisons secondaires numérotées d'après leur ordre d'apparition. — B, *Hexacoralliaires*, d'après la théorie d'Edwards et Haime. Les numéros indiquent les *ordres* des cloisons.

mais d'autres fois, entre les divers calices se développe un tissu nouveau, le *cœnenchyme* (*q*), qui peut être compact, poreux, formé de traverses ou vésiculeux.

Structure du polypier. — Le polypier des Madréporaires n'est pas formé de spicules; il provient du dépôt de granulations calcaires qui s'accolent de manière à former des traînées et bientôt des trabécules. Celles-ci s'accroissent progressivement et peuvent arriver à former des lames continues et compactes : la muraille et les cloisons sont alors *imperforées*. Mais d'autres fois, le processus s'arrête un peu plus tôt et le tissu calcaire reste spongieux (*sp*) ou percé d'une multitude de pores irréguliers (Perforés). Il ne faut pas confondre ces pores avec des ouvertures beaucoup plus larges (*o*) qui sont parfois ménagées dans la

muraille ou les cloisons (Fungidés), la structure de ces productions restant d'ailleurs compacte dans son ensemble.

§ 2. — Développement du Polypier.

Production des parties calcaires. — Le squelette des Madréporaires est une production de l'ectoderme, comme l'ont montré successivement de Lacaze-Duthiers, von Heiden (1886) et von Koch. Cela est vrai non seulement pour le disque basilaire et la muraille, mais aussi pour les cloisons. Au moment où celles-ci vont apparaître, il se forme, suivant des lignes rayonnantes, des invaginations ectodermiques; dans les fentes ainsi produites des éléments ectodermiques spéciaux, appelés Calycoblastes, sécrètent les particules calcaires qui se soudent plus tard en trabécules ou en lames.

C'est le disque basilaire qui apparaît le premier; puis viennent les cloisons. La muraille n'est souvent qu'une production secondaire formée par dédoublement et recourbement des parties externes des cloisons (von Koch). Les polypiers ainsi constitués (fig. 39, *ps*) sont dits *Pseudothecalia* von Heiden); ce sont, d'après Ortmann, les Astréidés. Mais d'autres fois la muraille est une production indépendante (*eu*), et l'on peut voir une ligne de suture entre elle et les cloisons (Fowler). C'est le cas des *Euthecalia*, qui comprennent les Oculinidés, les Turbinolidés, les Stylophoridés (Ortmann). Ajoutons enfin que la nature septale de la muraille est nettement prépondérante chez les *Tétracoralliaires*, d'après les recherches de von Koch et de Frech. Au contraire, chez les Tabulés, la muraille est indépendante.

Ordre d'apparition des cloisons. 1° ***Hexacoralliaires.*** — Milne-Edwards et J. Haime ont énoncé les premiers une loi indiquant dans quel ordre apparaissent les cloisons des polypiers. D'après cette loi, que nous abrégeons beaucoup ici, les cloisons d'un cycle n'apparaîtraient que lorsque toutes celles du cycle précédent seraient achevées, et, dans un cycle déterminé, l'ordre d'apparition dépendrait du cycle plus ou moins élevé des cloisons qui limitent la chambre où la nouvelle cloison va apparaître (fig. 40, B).

Les recherches ultérieures ont montré que cette loi n'est pas exacte. La première exception a été signalée en 1873 par Lacaze-Duthiers chez *Astroides calycularis*. Chez cet animal, douze cloisons apparaissaient simultanément, au lieu de six comme le supposerait la loi d'Edwards et Haime; douze autres se montrent ensuite dans les intervalles, et enfin l'on voit vingt-quatre cloisons qui restent rudimentaires. L'ordre d'apparition des septa charnus se fait d'une manière bien différente, qui mérite d'être signalée ici. Quand l'embryon s'est fixé, apparaissent deux replis, en regard l'un de l'autre, partageant la cavité gastro-vasculaire en deux portions inégales. Puis se développent deux autres replis, symétriques comme les premiers, dans la plus grande de ces deux portions. Les suivants apparaissent successivement par paires, en symétrie bilatérale. C'est un peu plus tard que se produisent les cloisons. Ces observations ont été reprises avec details et confirmées très exactement par von Koch.

Enfin les observations récentes de M. Munier-Chalmas ont montré que même dans les types où la symétrie rayonnée paraît le plus parfaite, le développement des cloisons se faisait en symétrie bilatérale. Chez les *Turbinolidés*, il apparaît d'abord deux cloisons principales (A), en prolongement; puis deux autres cloisons primaires, obliques, symétriques (B), s'appuyant sur les premières; puis enfin les deux autres cloisons primaires (C), situées comme les précédentes. A cet état, les côtes exothécales, correspondant aux cloisons secondaires, sont déjà indiquées dans les intervalles des six cloisons primaires. Bientôt apparaissent deux paires de cloisons secondaires, s'appuyant respectivement sur chacune des cloisons primaires B, et apparaissant par suite en symétrie bilatérale; les quatre cloisons secondaires correspondant aux primaires C se montrent ensuite. Les cloisons tertiaires,

annoncées par des côtes, se différencient ensuite en s'appuyant sur les secondaires et en partant toujours du même côté.

Souvent il arrive que l'une des cloisons d'un ordre déterminé ne se développe pas ; alors toutes celles des ordres supérieurs qui devaient s'appuyer sur celle-là font aussi défaut. (C'est par suite de ce fait que les cloisons secondaires viennent à alterner régulièrement avec les primaires, sans quoi il y en aurait deux de plus qu'on n'en observe en réalité.)

On voit que ces observations rappellent celles que M. de Lacaze-Duthiers a signalées pour le développement des replis mésenteroïdes, le développement d'une cloison correspondant à celui de deux septa.

2° *Tétracoralliaires.* — Le développement des Tétracoralliaires découvert par Kunth, vérifié et étendu par Dybowsky, se fait suivant une loi constante (fig. 40, A). Les cloisons primaires n'apparaissent pas toutes quatre à la fois ; l'une d'elles se montre la première (cloison principale ou cardinale, *h*), puis apparaît celle qui lui fait face (cloison opposée ou ventrale, *g*), puis viennent les deux qui achèvent la croix (cloisons latérales, *s*). Alors se montrent les cloisons secondaires, qui se forment toujours par paires en symétrie bilatérale. Dans les deux quadrants séparés par la cloison cardinale, les cloisons apparaissent de proche en proche à partir des cloisons latérales ; les dernières formées sont donc les plus rapprochées de la cloison cardinale ; dans les deux quadrants opposés, les cloisons se forment au contraire à partir de la cloison ventrale et se rapprochent des cloisons latérales. L'apparition se fait d'une manière indépendante dans les deux moitiés dorsale et ventrale du polypier.

Ordinairement à l'état adulte les cloisons se régularisent, mais la cloison cardinale reste presque toujours distincte ; elle est plus grande ou plus petite que toutes les autres ; elle est souvent logée dans une fossette spéciale (*fossula*). La cloison ventrale et, plus rarement, les deux cloisons latérales restent aussi en général reconnaissables. Les autres cloisons se disposent en deux cycles, composés de cloisons alternativement grandes et petites. Dans certains cas enfin (*Cyathophyllidés*), c'est avec de grandes difficultés que le type tétraméral se retrouve chez l'adulte : il semble avoir fait place complètement à la symétrie rayonnée. A l'autre extrémité de l'échelle se trouve le genre *Menophyllum* (fig. 41, A), qui conserve à l'état adulte un aspect qui reproduit exactement la marche du développement. Ce type intéressant se présente donc comme une forme embryonnaire persistante du groupe entier.

On voit par tout ce qui précède que les recherches récentes tendent de plus en plus à faire admettre que la symétrie bilatérale est le type de structure le plus ancien chez les Madréporaires ; il est fondamental chez les Tétracoralliaires, qui constituent le groupe le plus archaïque, mais se retrouve aussi chez les Hexacoralliaires du type le plus récent pendant les premiers stades du développement.

Reproduction asexuée. — Les Coralliaires se multiplient non seulement par œuf, mais aussi par génération asexuée. Les polypiérites nés ainsi les uns des autres par bourgeonnement ou par fissiparité restent associés en colonie, et l'aspect de la colonie est en général lié étroitement à la manière dont se fait cette multiplication.

Le *bourgeonnement* ou *gemmation* consiste, comme chez les Hydraires, dans l'apparition d'une saillie où se rencontrent les trois feuillets de l'individu. Les parties du squelette se développent en continuité avec les parties homologues du parent. La gemmation est *calicinale* si le bourgeon se forme à l'intérieur du calice ; ce cas est fréquent chez les Tétracoralliaires, et beaucoup plus rare chez les Hexacoralliaires. La gemmation est *latérale* quand le bourgeon apparaît en dehors du calice, sur la muraille. Dans ces deux cas, la forme de la colonie dépend principalement du fait que les polypiérites nouvellement produits s'écartent des anciens ou leur restent contigus. Dans quelques cas, les polypiérites émettent des *stolons* rampants, sur lesquels se produisent les bourgeons. La gemmation est dite *basale*.

La *fissiparité* consiste en ce qu'un calice peut à un moment donné mul-

tiplier le nombre de ses cloisons, puis s'allonger, se rétrécir en un point et finalement se diviser en deux calices distincts; ces derniers peuvent rester associés par leur muraille, ou bien s'écarter au fur et à mesure de leur croissance; mais les polypiérites nouveaux ne se détachent jamais de la colonie. Fréquemment il arrive que le processus n'est pas poussé aussi loin. Les calices une fois constitués, avec leurs cloisons rayonnantes autour d'une fossette centrale, peuvent ne pas se séparer par une muraille. Il se forme ainsi des traînées linéaires de calices, réunis les uns aux autres par des cloisons en prolongement les unes avec les autres et compris entre deux murailles parallèles. Ces traînées sont flexueuses et se délimitent à des intervalles très variables. Ces formes dites *Méandrinoïdes*, se rencontrent dans plusieurs groupes d'Hexacoralliaires. Nous verrons qu'on trouve d'ailleurs tous les passages entre ces divers modes de formation des colonies, et que la gemmation est parfois associée à la fissiparité dans les individus d'une même espèce.

§ 3. — Classification des Madréporaires.

1re Section. — Tétracoralliaires ou Rugueux.

Madréporaires dont les cloisons sont disposées en symétrie bilatérale à l'état adulte, ou bien suivant le type tétraméral. S'il y a plus de 12 cloisons, on ne peut trouver que 2 ordres de grandeur.

Le groupe des *Tétracoralliaires* ou *Rugueux* comprend un très grand nombre de Polypiers spéciaux à la période paléozoïque, où ils représentent presque exclusivement le groupe des Madréporaires.

Les Tétracoralliaires sont simples ou composés. Dans ce dernier cas, les calices peuvent être soudés par leur muraille, ou isolés sur une partie de leur longueur, mais jamais ils ne sont réunis par l'intermédiaire de cœnenchyme.

Nous avons vu que le mode d'apparition des cloisons séparait nettement ce groupe de celui des Hexacoralliaires. A l'état adulte, la disposition des parties rappelle à un degré plus ou moins prononcé ce mode de développement. On trouve toujours une cloison *cardinale*, qui, avec la cloison opposée, détermine le plan de symétrie, ainsi que deux cloisons latérales; l'ensemble de ces 4 cloisons primaires définit le type dit *tétraméral*. Cette disposition est parfois nettement indiquée, comme dans le genre *Stauria* (fig. 41, B), où les 4 cloisons primaires sont très développées et se rejoignent en croix au centre du calice. De toute façon, la symétrie bilatérale est réalisée à l'état adulte. Cette symétrie est parfois très accusée. Aussi dans le genre *Anisophyllum* (fig. 41, C), 3 cloisons primaires seulement sont prépondérantes; dans *Menophyllum* (A), de chaque côté de la cloison principale existe une forte cloison sur laquelle s'appuient toutes les cloisons voisines; dans l'autre moitié du calice, au contraire, les cloisons sont libres.

Dans la plupart des cas, les cloisons rayonnent autour du centre, mais il est encore possible de retrouver la cloison principale (*Zaphrentis*, *Campophyllum*, etc.) (fig. 44), ou même les deux cloisons principales opposées, réunies au centre (*Lithostrotion*). Mais cela devient tout à fait impossible dans les formes telles que *Cyathophyllum*, *Strombodes*, etc., où le nombre des cloisons s'est considérablement accru.

Les productions endothécales sont en général très développées chez les Tétracoralliaires. Elles font défaut dans quelques formes que Dybowsky a réunies dans le groupe des *Inexpleta*,

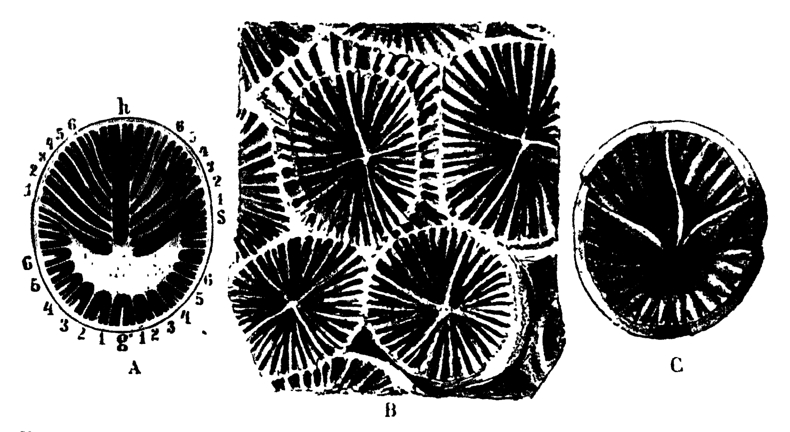


Fig. 41. — Disposition des cloisons chez les Tétracoralliaires. — A, *Menophyllum tenuimarginatum*, E. H. (Carbonifère de Tournai). — B, *Stauria astræiformis* E. H. (Silurien de Gotland). — C, *Anisophyllum Agassizi* E. H. (Dévonien du Tenessee) (EDWARDS et HAIME).

mais en général elles sont très abondantes et plus importantes que chez les Hexacoralliaires. Elles consistent en planchers, complets ou incomplets, et en productions vésiculeuses; ces dernières peuvent devenir abondantes au point d'envahir la plus grande partie de la chambre viscérale (fig. 48).

La classification des *Rugosa* adoptée habituellement est celle de Dybowsky : elle tient compte des caractères de structure des calices. Les Rugueux sont divisés d'abord en *Inexpleta* et *Expleta*, suivant que les traverses intracalycinales sont absentes ou très développées.

A. **Inexpleta.** — Chambre viscérale dépourvue de productions endothécales. Ce premier groupe, le moins étendu, comprend seulement des formes simples : nous y remarquons trois genres principaux.

Cyathaxonia Mich. (fig. 42, A). — Polypier conique, pourvu d'une épithèque; cloisons radiaires, bien développées, arrivant jusqu'à une columelle très saillante (*C. cornu*) (Silurien, Carbonifère).

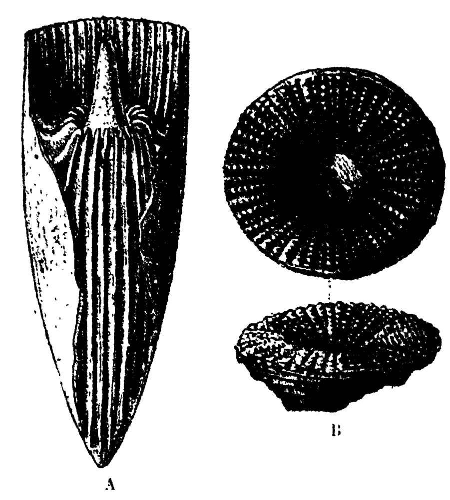


Fig. 42. — Tétracoralliaires *inexpleta*. — A, *Cyathaxonia cornu* Mich. (Carbonifère de Tournai) (Edwards et Haime). — B, *Palæocyclus porpita* L. Bohemen de Gotland).

Palæocyclus Edw. H. (fig. 42, B). — Ce genre avait été placé par Edwards et Haime parmi les Fungidés : il ressemble vaguement, en effet, à un *Cycloseris*, mais la cloison principale est bien visible et détermine le plan de symétrie. Le polypier est plan, pourvu d'une épithèque ; les cloisons sont alternativement grandes et petites ; les premières arrivent jusqu'au centre (Silurien).

Petraia Münst a une forme turbinée ; le calice est très profond et les cloisons ne sont bien développées qu'au fond par la columelle (Silurien, Carbonifère).

La cloison principale est située dans un sillon et la symétrie bilatérale s'accuse ainsi dans les genres voisins : *Hadrophyllum* E.H., *Microcyclus* M. et Worth., *Baryphyllum* E. H.

B. **Expleta**. — Les planchers, toujours présents, occupent toute l'étendue de la chambre viscérale, celle-ci est ainsi en partie comblée par des formations endothécales. Le polypier peut atteindre parfois une très grande longueur (Ex. *Zaphrentis*) sans que le calice proprement dit soit profondément creusé.

Les fossiles de cette famille, qui comprend la plupart des Rugueux, sont classés d'après la nature des formations endothécales.

1er Groupe. — Zaphrentoïdes.

Dans ce premier groupe, les planchers sont peu bifurqués et l'endothèque vésiculeuse peu développée ou nulle (*Diaphragmatophora* Dyb.).

Amplexus Sow. (fig. 43 A) et *Zaphrentis* Raf. (fig. 43, B) ont un polypier simple, très allongé, pourvu d'une épithèque. La

cloison principale est dans une fossette; les planchers, très développés, ferment complètement le calice. Ces deux genres se distinguent facilement. Chez *Amplexus*, les cloisons sont très courtes et s'arrêtent loin du centre; chez *Zaphrentis*, les cloisons sont très développées et disposées symétriquement autour du

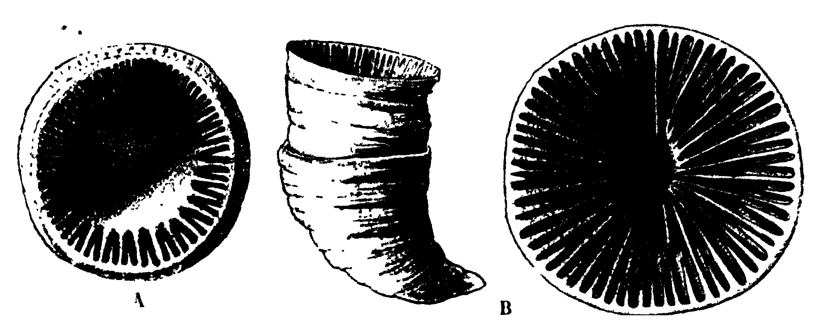


Fig. 43. — A. *Amplexus Yandelli* E. H. Dévonien de l'Ohio. — B, *Zaphrentis Phillipsi* Edv. H. Carbonifère (Edwards et Haime).

sillon profond qu'occupe la cloison principale (Silurien, Dévonien, Carbonifère).

A ce groupe appartiennent encore les genres *Menophyllum* E. H. (Calc., Carb.), *Anisophyllum* E. H. (Sil., Dév.), décrits plus haut, et *Streptelasma* Hall. où la muraille provient manifestement de la soudure de lames dédoublées des cloisons.

2e Groupe. — *Cyathophylloïdes.*

Les planchers sont limités à la partie centrale du calice; la périphérie est occupée par le tissu vésiculeux provenant du dédoublement plusieurs fois répété des planchers. Cloisons très développées.

1re FAMILLE. — CYATHOPHYLLIDÉS.

Omphyma Raf. (fig. 44 A) fait la transition avec le groupe précédent; le tissu vésiculeux est encore peu développé. Le polypier est simple, conique; cloisons nombreuses, alternantes avec quatre cloisons primaires un peu plus forte dans des fossettes (Silurien).

Cyathophyllum Goldf. (fig. 45). La symétrie rayonnée masque presque complètement chez l'adulte la symétrie bilatérale; les grandes cloisons se rejoignent au centre, et les cloisons de second ordre alternent régulièrement. Il y a une épithèque et pas de columelle véritable. Ce genre est remarquable par la

facilité avec laquelle, dans ses divers espèces, se produit le bourgeonnement latéral. On a ainsi des formes simples, coniques, des colonies formées d'individus isolés, associés seulement par la base, enfin des formes astréennes où les calices sont juxtaposés et polygonaux. Silurien, Carbonifère.

A ce type riche en espèces se rattachent d'autres genres où abondent également les formes composées :

Campophyllum E. H. (fig. 44, B, fig. 45, A) diffère du précédent

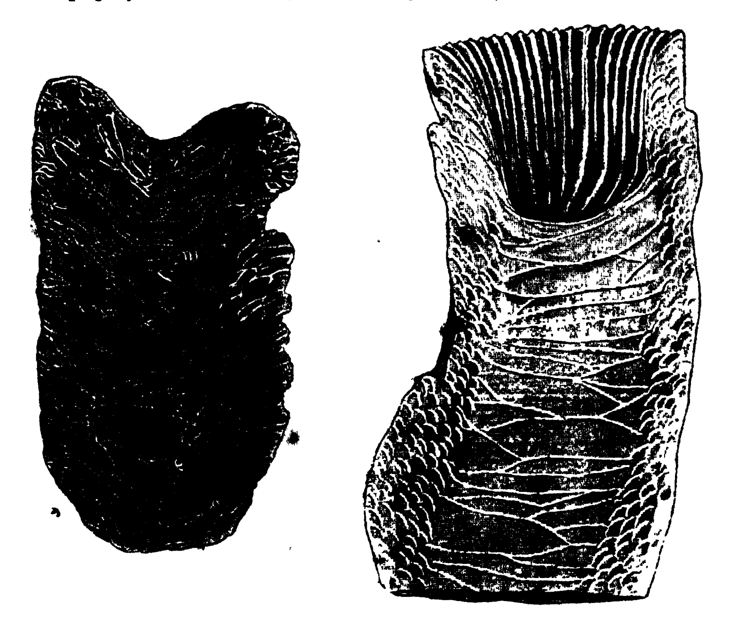


Fig. 44. — A, *Omphyma subturbinatum* d'Orb. Bohémien de Gotland (GOLDFUSS). — B, *Campophyllum flexuosum* Goldf. Dévonien (EDWARDS et HAIME). (Coupes longitudinales.)

en ce que les cloisons n'atteignent pas le centre (Dév., Carb.). Le tissu vésiculeux peut devenir en certains points plus compact; les traverses peuvent se disposer de telle sorte qu'elles constituent une sorte de muraille circulaire accessoire en dedans de la muraille normale. Celle-ci peut subir dès lors une régression, à mesure que le polypier s'accroît. La muraille externe est encore bien développée chez *Acervularia* Schw., elle l'est moins encore chez *Arachnophyllum* Dana (*Strombodes* Schw.), où les cloisons elles-mêmes sont mal développées.

Ces genres font la transition entre le groupe des Cyathophylloïdes et celui des Clisiophylloïdes que nous étudierons plus loin.

Lithostrotion Lew. (fig. 46, B), très abondant dans le Calcaire



Fig. 45. — *Cyathophyllum truncatum* Goldf. Bohémien, Gotland (GOLDFUSS).

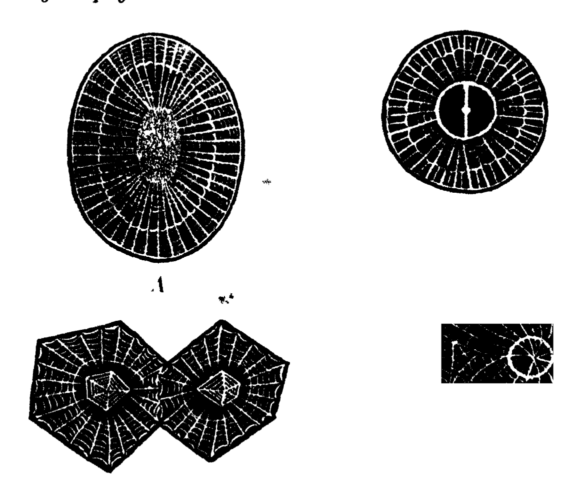


Fig. 46. — *Coupe de calices des Cyathophylloïdes.* — A, *Campophyllum compressum* Ludw. (Carbonifère). — B, *Lithostrotion Martini* E. H. (Carbonifère) (en B, la cloison située en bas dans le plan médian doit être dans le prolongement des deux cloisons qui se rejoignent au centre). — C, *Lonsdaleia pyriformis* Lonsd. (Carbonifère). — D, *Phillipsastræa Hennahi* Edw. H. (Dévonien).

carbonifère de toutes les régions, est remarquable par sa forme

fasciculée, basaltiforme, qui peut devenir massive si les calices se rapprochent beaucoup les uns des autres. Il y a une columelle bien développée qui disparaît chez *Diphyphyllum* Lonsd. (Silurien-Carbonifère).

2e FAMILLE. — HÉLIOPHYLLIDÉS.

Une deuxième famille est constituée par les formes où les cloisons, au lieu d'être épaisses et lisses, sont minces et réduites à leur lamelle fondamentale. Leurs faces portent des saillies spiniformes. Les formes de ce groupe constituent une série parallèle à celle que nous avons constatée chez les Cyathophyllidés : on assiste chez *Heliophyllum* E. H., *Eridophyllum* E. H. et enfin *Phillipsastræa* E. H. (*Smithia* E. H., fig. 46, D) à la régression graduelle de la paroi normale et à l'apparition d'une nouvelle fausse muraille intérieure. Dans ce dernier genre, on ne retrouve la muraille externe qu'en faisant des sections vers la base du polypier : à la surface, les calices sont réunis par des côtes qui passent par-dessus la fausse muraille interne.

3e FAMILLE. — CLISIOPHYLLIDÉS.

Les planchers se réduisent encore et ne sont plus guère représentés que vers le centre du polypier.



Fig. 47. — *Lonsdaleia Bronni* E. H. Carbonifère de Russie (EDWARDS et HAIME).

Au centre du calice se trouve une fausse columelle formée de lamelles verticales enroulées, qui proviennent de prolongements repliés des cloisons du premier cycle. Cette columelle est aussi coupée par des planchers vésiculeux.

Clisiophyllum Dana est une forme simple, où la columelle est traversée par des lames rayonnantes courbes (Silurien-Carbonifère).

Lonsdaleia M'Coy (fig. 47) est une forme astréenne, à longs polypiers polygonaux. La columelle rappelle en section l'aspect d'une toile d'araignée (fig. 46, C). (Carbonifère.)

Nous voyons ainsi les planchers perdre graduellement de leur importance et être remplacés peu à peu par le tissu vésiculeux.

La substitution est complète dans le troisième groupe des *Expleta*, où l'on ne trouve pas de plancher, mais où le calice est rempli par le tissu vésiculeux (*Cystophora*).

3e Groupe. — *Cystiphylloïdes.*

Dans ce groupe les septa sont rudimentaires ou disparaissent complètement. Les lamelles, dont la réunion forme les vésicules qui remplissent le calice, représentent les planchers et les nombreux dissépiments qui les unissent.

1re FAMILLE. — CYSTIPHYLLIDÉS.

Le type normal est *Cystiphyllum* Lonsd. (Silurien, Dévonien).

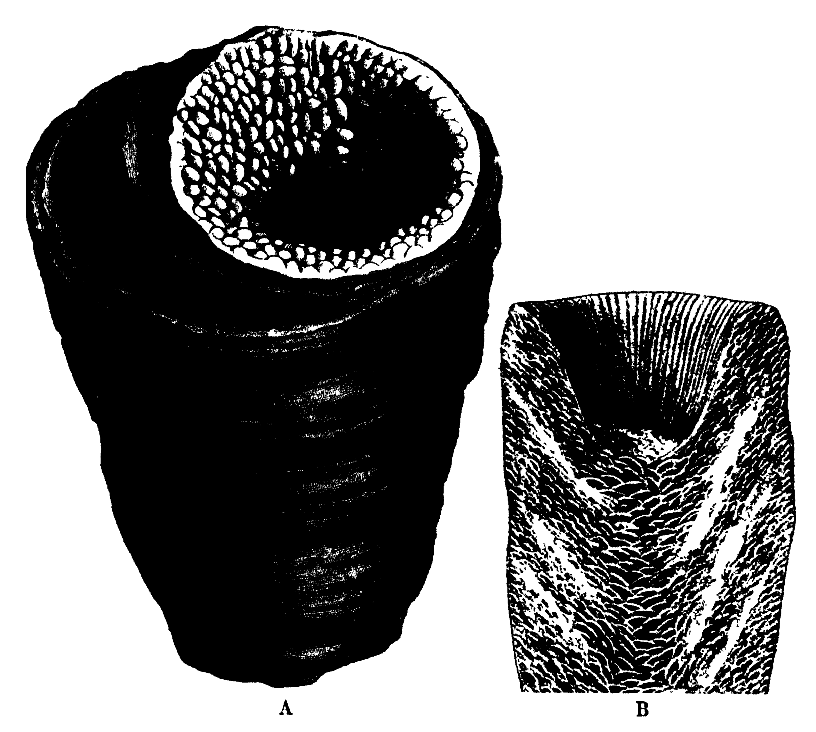


Fig. 48. — *Cystiphyllum*. — A, *C. vesiculosum*, Goldf. Dévonien de l'Eifel (Goldfuss). — B, *C. americanum* E. H. Dévonien d'Amérique (Edwards et Haime).

dont le tissu vésiculeux est disposé en tranches verticales rayonnantes (fig. 48).

2e FAMILLE. — CALCÉOLIDÉS.

Trois genres, *Goniophyllum* Lk., *Calceola* E. H. et *Rhizophyllum* Lindst. montrent une spécialisation tout à fait exceptionnelle dans le groupe des Madréporaires : ils ont un opercule qui peut se replier de manière à fermer complètement l'ouverture du calice. Cet opercule n'est autre chose qu'un prolongement de la paroi du calice, et porte à sa face interne des côtes qui prolongent les

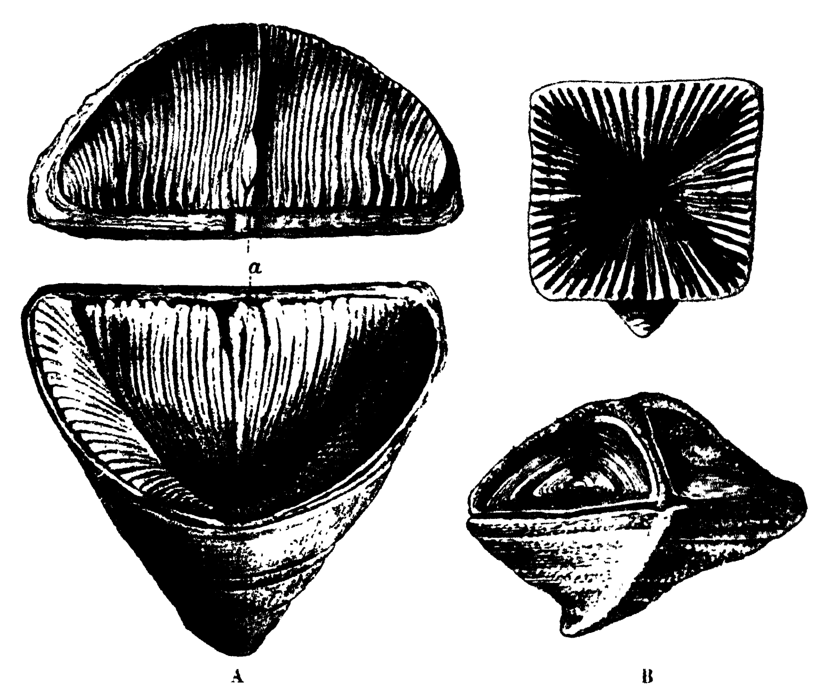


Fig. 49. — Calcéolidés. — *A. Calceola Sandalina* Lk. Eifélien, d'après un échantillon de la collection paléontologique du Muséum, communiqué par M. Gaudry. — B, *Goniophyllum pyramidale* Hising. Bohémien, Gotland (Lindström, Edwards et Haime).

septa de ce dernier. Le polypier de *Goniophyllum* (fig. 46, B) est quadrangulaire, et l'opercule est formé de quatre pièces triangulaires pouvant se rejoindre au centre (Silurien).

Rhizophyllum est semi-circulaire et son opercule est simple, rattaché par une charnière droite. La cloison primaire est bien visible sur l'opercule. Ce genre nous conduit à *Calceola* (fig. 46, C), du Dévonien, où le calice est pointu et a la forme d'une pantoufle. L'opercule a la forme d'une demi-ellipse. La cloison primaire

s'y voit comme une forte côte, au milieu du disque. Ce fossile avait d'abord été pris pour un Brachiopode, mais sa détermination comme Madréporaire n'est plus douteuse.

2e Section. — Hexacoralliaires (1)

Madréporaires dont les cloisons sont disposées sur le type hexaméral. Il y a normalement six cloisons primaires, et l'on peut ordinairement observer au moins trois cycles de cloisons La symétrie bilatérale n'est pas apparente chez l'adulte.

Nous suivrons ici dans ses grandes lignes la classification de Duncan, admise aussi par Quelch et par Nicholson. Ces auteurs tiennent compte en première ligne de la structure du test : les deux groupes des *Apores* et des *Perforés* réapparaissent donc ; mais les *Fungidés* forment une section d'égale valeur, et intermédiaire entre les deux autres. Les parties molles des Fungides sont d'ailleurs fort différentes de celles des Apores et des Perforés, comme l'ont montré Dana, Moseley, Fowler, Bourne, etc.

A. — Hexacoralliaires Apores.

Les Hexacoralliaires Apores sont définis par la compacité de la muraille et des cloisons. Les chambres intercloisonnaires peuvent être ouvertes ou plus ou moins remplies par un tissu endothécal, formant les dissépiments des planchers ou un stéréoplasma. Il peut exister une exothèque et une épithèque.

1re FAMILLE. — ASTRÉIDÉS.

Les *Astréidés* sont les Apores qui par leur structure rappellent de plus près les Tétracoralliaires (fig. 50) : les chambres intercloisonnaires sont remplies par des traverses endothécales formant un tissu vésiculeux. Dans les formes composées, il arrive souvent que les polypiérites sont soudés par leur muraille ; mais ils peuvent aussi restés éloignés ; dans ce cas ils peuvent être réunis par un tissu vésiculeux formé de traverses, mais jamais par un cœnenchyme compact.

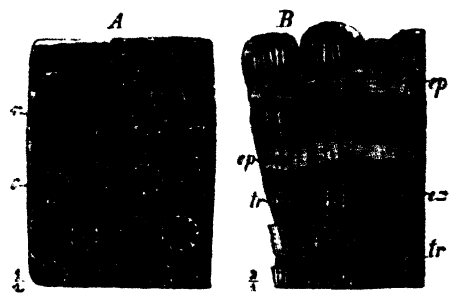


Fig. 50. — *Stylina Labechei*. — Rauracien. — A, Fragment de colonie vue de face. — *c*, columelle ; *c*, rayons septo-costaux. — B, Vue de profil de quelques corallites ; *ep*, épithèque ; *tr*, traverses endothécales ; *ex*, traverses exothécales.

(1) Duncan, *Revision of the Madreporaria. Journ. Lin. Soc.*, London, 1887.

Pour grouper les formes nombreuses qui constituent cette famille, deux caractères peuvent être invoqués : 1° la forme des septa, qui sont entiers ou dentés sur leur bord. C'est le caractère invoqué par Edwards et Haime, et accepté par Zittel; 2° la forme du polypier qui peut être simple, cespiteux, astréiforme, méandrinoïde, stolonifère, etc. Ce caractère est fondé sur le mode de reproduction et de croissance de l'animal et a pour Duncan une importance prépondérante.

Le fait intéressant consiste en ce que les formes à cloisons simples et celles à cloisons dentées forment des séries parallèles, où le processus de formation des colonies se fait suivant les mêmes règles. En examinant en détail l'un des deux groupes nous verrons que, en invoquant uniquement le mode de reproduction asexué, on peut expliquer aisément toutes les formes coloniales.

Dans chacune des deux sous-familles, la série n'est d'ailleurs pas monophylétique et le processus a dû se reproduire à plusieurs époques.

1re SOUS-FAMILLE. — ASTRÉINÉS.

Astréidés à cloisons pourvues de dents ou d'épines sur leur bord libre.

a. — Formes simples (Lithyophylliacés).

Le type le plus commun des Astréinés simples est le genre *Montlivaultia* Lamx. (fig. 51, A), l'un des plus étendus des Hexacoralliaires. Le polypier peut être très allongé, et fixé par une base large ou pédicellée ; ou bien il est plat, discoïde, libre. Le calice peut être ovale ou circulaire, plat ou profond. Pas de columelle, endothèque très développée, et épithèque épaisse. Cloisons extrêmement nombreuses et appartenant à un nombre variable de cycles.

On voit que les caractères qui séparent ce genre des polypiers paléozoïques se réduisent à la présence de six systèmes comprenant plusieurs cycles. Nous sommes d'autant plus autorisés à considerer *Montlivaultia* comme l'une des formes primitives des Hexacoralliaires, qu'il apparait dès l'époque triasique. Il est surtout commun dans le Lias et le Jurassique ; il diminue dans le Crétacé et le Tertiaire. — Ex. : *M. Guettardi* (Lias) aplati, *M. truncata* (Kimmeridgien) allongé, très volumineux, etc.

Les formes à columelle peuvent être considérées comme dérivant morphologiquement de *Cyathophyllia* From. (Jurassique) très analogue au genre précédent.

On trouve encore des formes simples dans l'Éocène, le Miocène (*Circophyllia* E. H.) et dans les mers actuelles (*Lithophyllia* E. H.). Dans ce dernier genre, la columelle est forte et spongieuse. Chez *Montlivaultia* et chez *Lithophyllia*, on voit souvent de jeunes bourgeons se former à la base du calice, mais ils s'isolent vite. Parfois cependant ils ne s'isolent pas, et l'on est en présence de plusieurs polypiers groupés : il est alors impossible de séparer cette forme d'un type composé comme *Thecophyllia* pour les fossiles ou *Mussa* pour les vivants. On peut dire qu'il n'existe

pas de caractère de structure séparant avec précision les formes simples des formes coloniales, et que la distinction est fondée uniquement sur le fait que la gemmation est tardive et accidentelle, ou bien normale et précoce.

b. — Formes à stolons (Astrangiacés).

Dans ce groupe (Tertiaire et Actuel), les polypiérites sont courts, et produisent des expansions basales dépourvues de scléren-

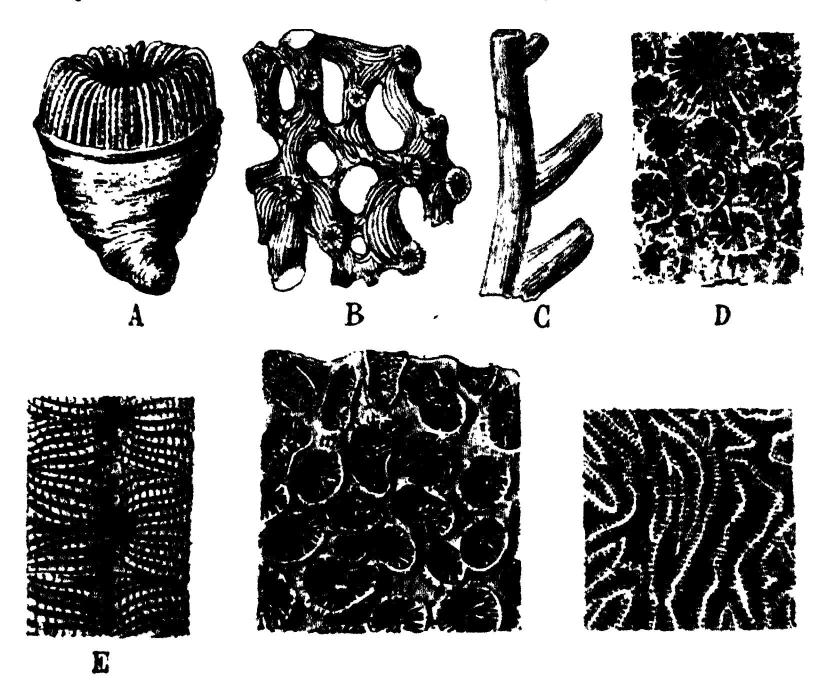


Fig. 51. — Formation des colonies chez les Astréinés. — A, *Montlivaultia caryophylla.a* Lamx. Bathonien. — B, *Rhizangia Michelini* Reuss. Turonien de Gosau. — C. *Goniocora socialis* Rœm. Oxfordien, Steeple-Ashton. — D, *Heliastræa lifoliana* Mich. Ptérocérien, Nattheim. — E, *Latomæandra latigyra* From. Rauracien. Valfin. — F, *Favia caryophylloïdes* From. Ptérocérien, Nattheim. — F, *Leptoria Konincki* Reuss. Turonien, Gosau. (A, B, E, d'après Ferry et Fromentel. C, D, F, G, d'après (Quenstedt).

chyme, qui s'étendent plus ou moins loin sur les supports : c'est de ces stolons que naissent par bourgeonnement les nouveaux polypiérites : il en résulte des colonies rampantes de petite taille.

Ce n'est qu'avec réserve que l'on peut placer les Astrangiacés parmi les Astréidés ; ce sont en effet des formes aberrantes, qui ont des relations avec les Oculinidés et les Turbinolidés ; il existe souvent des palis.

Les stolons basilaires sont grêles dans *Astrangia* E. H., larges et réticulés dans *Rhizangia* (fig, 51, B). Ils se soudent chez *Cladangia* E. H. en une large expansion d'où naissent les polypiérites, qui sont de plus réunis de distance en distance par des expansions.

Dans *Cryptangia* E. H., les stolons ne s'incrustent pas de calcaire et les calices semblent indépendants. Mais ils sont toujours enfoncés dans un Bryozaire du genre *Cellepora*, qu'on pourrait prendre au premier abord pour une épithèque vésiculeuse appartenant au polypier.

c. — **Formes rameuses à gemmation latérale (Cladocoracés).**

Les bourgeons se produisent au-dessous du bord du calice, et les polypiérites formés ne se soudent pas entre eux ; il en résulte pour la colonie une forme arborescente, où toutes les branches sont libres et très allongées.

Le genre *Cladocora* Ehrb. existe depuis le Trias ; il est abondant à l'époque actuelle. Il y a une columelle papillaire. *Goniocora* (fig. 51, C) en diffère par la réduction de la columelle. Dans *Stylocora* (Reuss, non Brown) la columelle est styliforme.

d. — **Formes bourgeonnantes agglomérées (Astréacés)**

Nous arrivons aux formes où les polypiérites nés par gemmation les uns des autres restent unis entre eux soit par leurs murailles, soit par un conœchyme plus ou moins abondant ou bien encore par les côtes exothécales. La colonie a donc une forme massive, *astréenne*. La gemmation peut se faire aux dépens soit des murailles, soit de l'intérieur des calices, soit même du cœnenchyme. Le nombre des genres de ces Astrées est considérable ; les caractères distinctifs sont tirés du mode d'union des calices, de la présence ou de l'absence de columelle, etc. Chez *Heliastræa* E. H. (fig. 51, D), les calices sont toujours distincts et forment des étoiles saillantes au-dessus d'une épithèque abondante; les calices sont unis par leurs côtes (Jurassique, Actuel). *Isastræa* E. H. et *Prionastræa* E. H. ont des calices polygonaux à muraille élevée. Dans le premier genre les calices sont soudés dans toute leur longueur et dans le deuxième ils sont libres à la partie inférieure. Les Isastrées apparaissent dans le Trias ; elles ont formé des masses importantes dans les récifs jurassiques.

Ce groupe comprend encore de nombreuses formes très voisines (*Plesiastræa* E. H., *Brachyphyllia* Reuss, *Leptastræa* E. H., etc.

Le genre *Echinopora* L. K. (Miocène, Actuel), dont on fait parfois le type d'une famille spéciale, forme des masses encroûtantes toutes hérissées d'épines. Les calices sont grands et très espacés. L'endothèque est peu développée.

Une place à part doit être réservée à *Latomæandra* d'Orb. (fig. 51, E), dont le polypier s'accroît par gemmation calicinale, mais où les polypiérites peuvent être confluents par leurs côtes, et se disposent en vallées irrégulières séparées par des collines. C'est un premier pas vers la formation de colonies méandrinoïdes ; mais le procédé de reproduction par bourgeonnement ne peut pas aboutir à la fusion complète des calices : les centres calicinaux restent toujours distinctes et beaucoup de calices restent absolument séparés. Ce genre est très répandu du Trias au Miocène.

e. — Formes cespiteuses (Mussacés).

Repartons maintenant des formes simples et considérons les cas où l'accroissement de la colonie se fait, non plus par bourgeonnement, mais par fissiparité. Un calice s'allonge et le nombre de ses cloisons augmente ; puis il peut s'étrangler par le milieu et chaque moitié peut s'isoler de manière que l'on ait deux calices semblables au précédent ; ou bien la division ne se fait pas complètement et les deux polypiérites restent associés. Ce mode de division n'est en somme qu'une forme d'un accroissement dans un seul sens ; toutes les transitions se voient entre les cas où la division des polypiérites est poussée jusqu'au bout (c'est alors une sorte de dichotomie) et ceux où les polypiérites s'allongent indéfiniment, la columelle s'étendant d'une manière continue entre deux rangées de cloisons de deux ou trois ordres : c'est le cas des formes méandrinoïdes. Entre ces deux extrêmes se trouvent des colonies où les calices peuvent former des séries plus ou moins longues, où les centres calicinaux se voient plus ou moins nettement. Dans presque tous les cas, les murailles qui limitent latéralement les séries de calices sont élevées, de sorte que les vallées adjacentes sont bien nettement séparées par des collines.

Le genre *Thecosmilia* E. H. a des relations manifestes avec *Montlivaultia*, avec lequel il apparaît dans le Trias. Le jeune *Thecosmilia* est identique à un jeune *Montlivaultia* et ce n'est que par suite d'une convention que l'on rattache au premier genre toutes les formes composées. La columelle est rudimentaire, l'endothèque et l'épithèque bien développées, comme dans *Montlivaultia*. De plus à l'intérieur d'une même espèce et même sur une même colonie, on trouve des calices nettement isolés,

d'autres non encore séparés, et quelques-uns unis en courtes séries de deux ou trois calices.

Le parallélisme est complet à ce point de vue entre les formes jurassiques et les formes actuelles. Ainsi les jeunes *Mussa* Oken ne peuvent pas être distinguées d'un individu de *Lithophyllia* ou d'*Antillia*.

Dans divers genres fossiles ou récents, à reproduction fissipare, les calices restent distincts dans toute leur étendue, et la

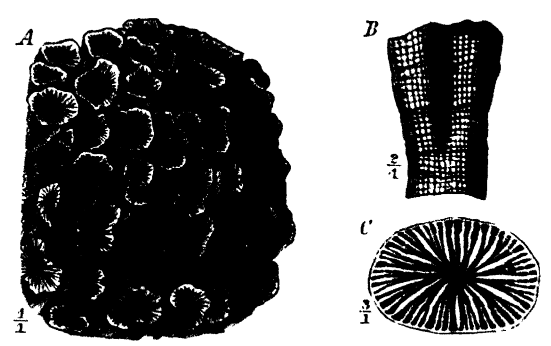


Fig. 52. — *Calamophyllia subdichotoma* Munst. (Carnien de Saint-Cassian). — A, Fragment d'une colonie. — B, Polypiérite en voie de division dichotomique. — C, Calice vu de face.

colonie est arborescente. Tels sont *Calamophyllia* E. H. (fig. 52), *Aplosmilia* E. H., *Rhabdophyllia* E. H., abondantes dans les récifs des terrains secondaires.

f. — Formes fissipares confluentes (Mæandrinacés).

Imaginons enfin que les calices nouvellement formés par division restent associés latéralement : nous avons des colonies *méandrinoïdes* formées de calices placés bout à bout dans des vallées limitées par les murailles qui portent les cloisons. Les genres les plus importants sont connus dès les terrains secondaires, et sont encore représentés actuellement ; mais les formes vivantes se relient manifestement entre elles et forment même deux séries indépendantes, de sorte qu'il faut bien admettre que le processus de variation s'est continué de nos jours aux dépens des espèces récentes, comme il s'était manifesté au commencement de la période Jurassique.

Les *Symphyllia* E. H. et quelques genres voisins forment des colonies massives, où les séries de calices sont ou bien séparées par des sillons bien marqués, ou bien tout à fait unis par leurs murailles. Les centres calicinaux sont tout à fait distincts (Jurassique-Actuel).

Enfin chez divers genres fossiles et récents, tels que *Diploria* E. H., *Leptoria* E. H. (fig. 51, G), *Stiboria* Etall, *Cœloria* E. H., *Stelloria* d'Orb., les centres calicinaux disparaissent complètement, et la columelle, quand elle existe, est continue dans toute l'étendue d'une vallée.

Les murailles adjacentes sont soudées intimement (*Cœloria*, *Mæandrina* Lk.) ou bien séparées par un sillon partout de même largeur (*Leptoria*) ou par une exothèque recouverte par les côtes (*Diploria*). Les formes récentes où les cloisons se relèvent à l'intérieur en faux palis, forment une série parallèle à la précédente (*Trachyphyllia*, *Manicina*, *Mæandrina*).

Le dernier terme de cette longue série se manifeste dans des formes issues des formes méandrinoïdes, c'est-à-dire à calices confluents, mais où les murailles s'interrompent de distance en distance pour former des chaînons irréguliers et épars supportant des cloisons. C'est ce qui arrive chez les *Hydnophora* Fisch. v. W. (Crétacé, Actuel), qui sont toutes hérissées de ces courtes saillies, mais où les centres calicinaux sont absolument méconnaissables.

g. — **Formes agglomérées à bourgeonnement et à fissiparité (Faviacés).**

Les deux procédés de reproduction des polypiérites se trouvent associés chez un certain nombre d'Astréidés que l'on peut considérer, avec Milne Edwards, comme formant une transition entre les formes bourgeonnantes et les formes fissipares. On peut grouper les genres de Faviacés en une série graduelle parallèle à la précédente. Il est à remarquer tout d'abord que le bourgeonnement se manifeste parfois dans des genres habituellement fissipares : c'est ce qui a lieu chez *Thecosmilia* E. H., que l'on peut par suite considérer comme le point de départ de la série qui nous occupe. Le genre le plus répandu est *Favia* Oken (fig. 51, F) (Jurassique-Actuel), très abondant en espèces fossiles et récentes. La colonie est astréiforme et ressemble à *Prionastræa* ou à *Heliastræa*, mais on observe partout des calices en voie de division. Les calices nouvellement formés s'isolent rapidement. *Goniastræa* E. H. diffère du genre précédent par la présence de palis. Les calices sont encore bien distincts. (Crétacé, Tertiaire, Actuel.)

Ils restent au contraire plus longtemps confondus dans *Baryphyllia* From. (Jurassique et Crétacé), et il se forme ainsi de courtes séries saillantes au-dessus d'une épithèque peu développée.

Enfin dans *Mæandrastræa* d'Orb. les calices sont réunis en

courtes rangées calicinales. Mais la gemmation tend de plus en plus à disparaître et la reproduction par scissiparité devient la règle, de sorte que la série des Faviacés vient se confondre avec celle des Méandrines.

2e SOUS-FAMILLE. — EUSMILINÉES.

Les détails que nous venons de donner sur la différenciation morphologique des Astréidés pourvus de dents septales nous dispensent d'insister autant sur l'histoire des Astréidés à cloisons entières ou *Eusmilinées*. La plupart des formes d'*Astréinées* ont leurs correspondantes aux mêmes époques parmi les Eusmilinées, mais la série est un peu moins complète.

a. **Formes simples (Trochosmiliacés).** — Les formes simples à cloisons entières sont plus récentes que les *Montlivaultia*; elles sont *Crétacées*, Tertiaires et Actuelles. On en trouve une grande variété dans le Turonien et la Craie supérieure. Ce sont des formes aplaties, et cunéiformes ou allongées et pédicellées qui ne ressemblent pas beaucoup aux *Montlivaultia*, mais plutôt aux Turbinolidés, dont les sépare d'ailleurs la présence de l'endothèque. Les caractères tirés de la columelle permettent d'établir des tribus.

Les genres principaux autour desquels on peut grouper tous les autres sont :

Trochosmilia E. H. Columelle et épithèque absentes, très abondant du Jurassique au Miocène (fig. 53, A).

Placosmilia E. H. Columelle lamellaire (Crétacé, Éocène).

Parasmilia E. H. Columelle spongieuse (Crétacé, Actuel).

Asterosmilia From. Columelle comprimée, plusieurs cercles de palis (Éocène, Actuel).

b. Les formes *stolonifères*, analogues aux *Astrangiacés*, ne se rencontrent pas parmi les Astréidés à cloisons entières.

c. **Formes arborescentes à gemmations latérales Stylosmiliacees**). — Ces formes à polypiérites libres, sont representées par *Stylosmilia* E. H. (Oolithe et Crétacé), *Dendrosmilia* E. H. (Crétacé, Éocène). Elles nous mènent graduellement aux formes agglomérées.

d. **Formes agglomérées (Stylinacées)**. — Correspondant aux Astréacées proprement dites.

Stylina L. K. (fig. 50). Les calices sont unis par leurs côtes et par une exothèque bien développée. La colonie est massive, irrégulière, souvent lobée. Columelle styliforme. Ce genre, riche en espèces, est très abondant dans les récifs coralliens, dans tous les Terrains secondaires. De nombreux genres se groupent autour de cette forme type et en diffèrent par des caractères secondaires.

Columnastræa E. H. a des palis (Crétacé, Pliocène).

Phyllocœnia E. H. (Crétacé, Miocène) et *Convexastræa* (Trias, Oolite) n'ont pas de columelle. Le premier de ces genres montre bien le mode de gemmation extra-calicinale à l'intérieur de la colonie (fig. 53, F).

Dans *Cyathophora* Mich. apparaissent de larges traverses divisant la cavité viscérale comme des planchers (Jurassique, Crétacé).

Astrocœnia E. H. peut servir de type pour un autre groupe, où les calices, polygonaux, sont unis directement par leur muraille. La colonie prend alors exactement le même aspect que chez les Astrées proprement dites (*Prionastræa*, etc.). Mais les calices restent toujours fort petits et les cloisons peu nombreuses. *Stylocœnia* E. H. est remarquable par la présence de petites colonnettes à tous les angles des calices (Oolite, Miocène). Duncan croit que dans ces deux genres les septa sont denticulés.

e. On ne connaît pas de forme confluente produite par bourgeonnement comme chez *Latomæandra*.

f. **Formes cespiteuses (Euphylliacées).** — Ici nous trouvons un grand nombre de formes fossiles et vivantes, à grands polypiérites, isolés ou sinueux, disposés en séries plus ou moins plissées, mais encore isolées les unes des autres. *Eusmilia*, *Euphyllia* E. H. (Tertiaire et récent) correspondent aux *Mussa* (fig. 50, C); tandis qu'*Aplosmilia* E. H. (Jurassique) est une forme arborescente semblable à *Rhabdophyllia*.

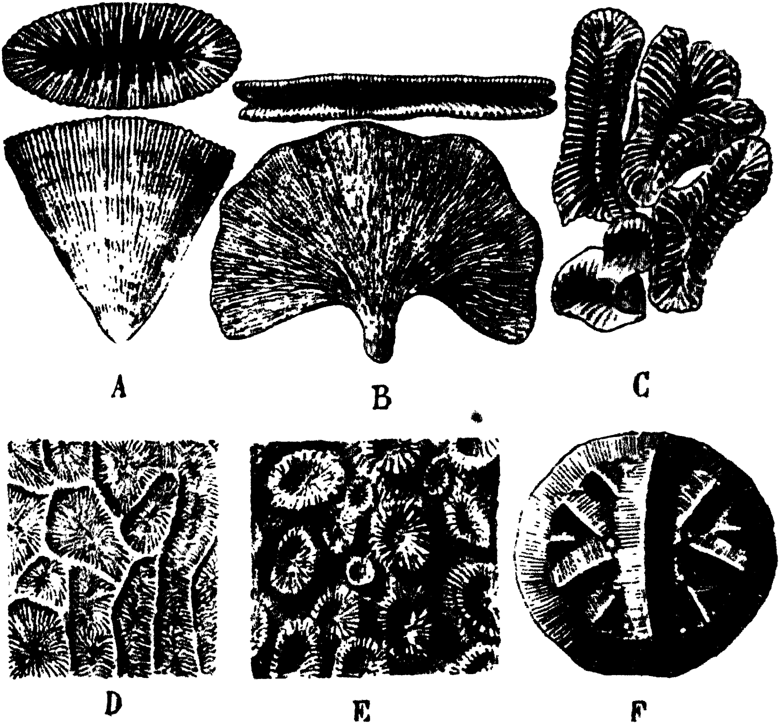


Fig. 53. — Formation des colonies chez les *Eusmilinées*. — A, *Trochosmilia compressa* Lk. Turonien, Corbières. — B, *Diploctenium Matheroni* Mich. Turonien, Corbières. — C, *Placophyllia contorta* Reuss. Oligocène, Monte Grumi. — D, *Dendrogyra rastellina* Mich. Ptérocerien, Kelheim. — E, *Phyllocœnia compressa* Mich. Turonien, Martigues. — F, *Aspidiscus cristatus* Lk. Turonien, Algerie (A, B, B, d'après Michelin. — C, D, F d'après Quenstedt).

g. **Formes confluentes (Eugyracées).** — Les genres fossiles où les calices se séparent de loin en loin (*Placophyllia* Reuss, *Stenogyra* From., *Fromentellia* Ferry) se trouvent depuis la période jurassique, et mènent graduellement aux formes où les calices ne se séparent plus. Parmi celles-ci, le genre *Rhipidogyra* E. H. (Jurassique et Crétacé) est formé par une seule série de calices indistincts disposés sur une lame dressée droite ou sinueuse. Au contraire, dans le groupe des *Eugyra* From., *Pachygyra* E. H., etc., abondants et très développés dans les récifs Jurassiques et Crétacés, la colonie comprend plusieurs séries sinueuses, longues ou courtes, saillantes ou enfoncées dans

une épithèque. Enfin *Dendrogyra* Ehrb. (fig. 53, D), avec ses séries calicinales, sinueuses et accolées, rappelle très exactement les Méandrines.

Le passage des formes simples aux formes méandrinoides se fait aussi par des genres très aplatis, où le polypiérite s'allonge linéairement d'une manière excessive sans jamais se diviser. Son bord extérieur peut rester rectiligne (*Phyllosmilia* From.) ou bien se recourbe de manière à former un demi-cercle ou même trois quarts de cercle (*Diploctenium*. Turonien, fig. 53, B). Aux *Hydnophora* correspondent les *Aspidiscus* (fig. 53, F), du Crétacé d'Algérie, où quelques collines saillantes, non parallèles et courtes, séparant des vallées rectilignes, sont disposées sans ordre sur un disque bombé.

h. **Formes gemmipares et fissipares** (**Dichocœniacés**). — Enfin les *Faviacés* ont aussi leurs analogues dans *Barysmilia* E. H. (Crétacé, Miocène) et *Dichocœnia* E. H. (Miocène, Récent) qui rappellent exactement *Baryphyllia* et *Favia*.

De la comparaison des deux sous-familles d'Astréidés, résulte la remarque générale que presque toujours les formes dépourvues de dents ont apparu un peu après les formes dentées qui leur correspondent.

Nous serons beaucoup plus brefs sur les autres groupes d'Apores qui ne comprennent pas, à beaucoup près, autant de formes variées que les Astréidés.

2e FAMILLE. — POCILLOPORIDÉS.

Les Pocilloporidés ont des relations avec les Astréidés et les Oculinidés, et l'on peut les considérer comme termes de transition. Ce sont des formes coloniales, arborescentes, où les polypiérites sont très petits, et les cloisons ont une tendance manifeste à disparaître, au moins chez *Pocillopora* Lk. La chambre viscérale est divisée par des planchers qui peuvent rappeler les traverses des Astréidés. Mais chez *Seriatopora* Lk., ces planchers diminuent tandis que les murailles et les cloisons, augmentant d'épaisseur, tendent à combler la chambre viscérale. De plus les polipiérites sont noyés dans un cœnenchyme abondant et compact, identique à celui des Oculinidés. Mais il faut remarquer que *Pocillopora* est tertiaire et *Seriatopora* récent, de sorte qu'on ne peut pas en faire dériver les Oculinidés.

3e FAMILLE. — OCULINIDÉS.

Les affinités de cette famille avec les groupes voisins sont si multiples qu'on a délimité le groupe de bien des manières. Au sens le plus restreint, les Oculinidés sont des colonies arborescentes, s'accroissant presque uniquement par gemmation latérale. Les polypiérites sont isolés, et noyés dans un cœnenchyme compact. Le calice tend à diminuer d'étendue par suite de production de bas en haut de stéréoplasma.

Les formes les plus importantes sont *Synhelia* E. H., à calices épars (Crétacé); *Enallohelia* E. H. (fig. 54, B), à polypiérites disposés

en deux séries alternantes (Jurassique) ; *Euhelia* E. H. (fig. 54, A), où les polypiérites sont très longs et naissent opposés deux à deux (Jurassique). *Oculina* Lk., le genre le plus répandu à l'époque actuelle, et qui apparaît dans l'Éocène, a des calices plus ou moins nettement disposés en spirale, et chez *Cyathohelia* E. H. (récent) les calices sont à l'aisselle des rameaux.

Le groupe ainsi délimité est très homogène; mais on peut en

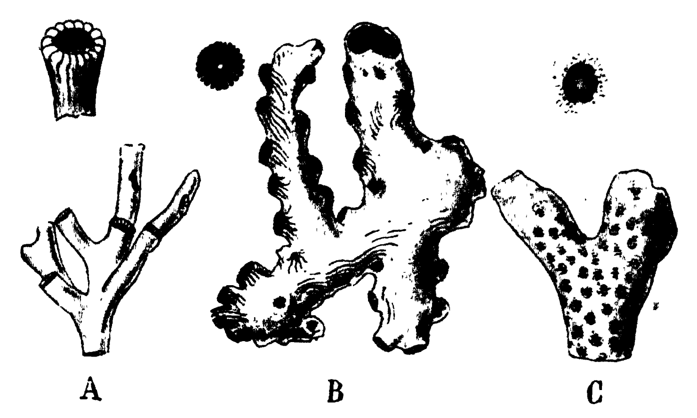


Fig. 54. — Oculinidés. — A, *Euhellia gemmata* Mich. Bathonien, Langrune. — *Enallohelia compressa* Goldf. Ptérocérien, Nattheim. — C, *Stylophora contorta* Leymerie. Oligocène. Castel Gomberto (Quenstedt).

rapprocher les Stylophoridés qui en diffèrent principalement par la structure granulée et subporeuse de l'exothèque. La présence de planchers marque aussi un retard de différenciation : l'un des genres (*Stylohelia* From.) apparaît en effet dans l'Oolite. *Stylophora* Schw. (fig. 54, C) se trouve depuis le Jurassique et est très répandu à l'époque actuelle.

4ᵉ FAMILLE. — TURBINOLIDÉS.

Les Turbinolidés ont avec les Oculinidés certaines affinités qui ont amené Verrill et Neumayr à les réunir dans une seule grande famille. Mais ce sont presque toujours des formes libres dont le calice, beaucoup plus grand que dans le groupe précédent, est dépourvu de toute espèce de formation endothécale (fig. 52). La muraille et les cloisons sont compactes, les cycles sont bien régulièrement développés, et il y a généralement une columelle. Celle-ci peut être spongieuse, lamellaire ou formée de poutrelles tordues ensemble (*Caryophyllia*). La présence ou l'absence de palis permettent d'établir deux grandes subdivisions.

1re SOUS-FAMILLE. TURBINOLINÉS.

Formes dépourvues de *palis*.

Les *Flabellum* Less. (fig. 56, E) sont des polypiers comprimés, en forme de coin, et dont la base est souvent linéaire ou bien aiguë. La columelle est formée de petites trabécules issues des septa. Il y a des espèces fixées (Éocène, Actuel, très répandu dans les mers profondes). *Sphenotrochus* E. H. (D) est un petit polypier conique, libre, à côtes granuleuses, à columelle lamellaire, qui apparaît dans le Crétacé et qui est très commun dans l'Éocène. *Ceratotrochus* E. H. (C) comprend un grand nombre d'espèces pédicellées, libres à l'état adulte, à columelle fasciculée, recourbée en forme de corne (Éocène, Récent). *Smilotrochus* E. H. (Crétacé, Tertiaire) en diffère par l'absence de columelle. Enfin *Turbinolia* Lk. (fig. 55) et les genres voisins sont de petits polypiers coniques, circulaires, libres, à columelle styliforme et à côtes lamellaires. M. Munier-Chalmas y a distingué des sous-genres caractérisés par la présence ou l'avortement d'un certain nombre de cloisons (*Diplactis*, *Heteractis*).

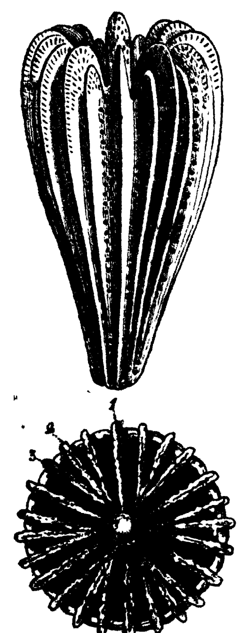


Fig. 55. — *Turbinolia Bowerbanki*, E. H. London Clay (très grossi). — 1, 2, 3, cycle des cloisons.

2e SOUS-FAMILLE. — CARYOPHYLLINÉS.

Formes pourvues de *palis*.

Il n'y a qu'une couronne de palis dans *Caryophyllia* Stokes (fig. 56, A) (Crétacé, Actuel) remarquable par sa columelle formée de lamelles tordues, et dans *Acanthocyathus* E. H. dont les côtes sont couvertes d'épines (Éocène, Actuel).

Il y en a plusieurs couronnes dans le grand genre *Trochocyathus* E. H. (B) (Lias, Actuel) qui ressemble exactement par son aspect à *Ceratotrochus* E. H. (fig. 56, C), dans *Deltocyathus* E. H. (F), facile à distinguer à sa forme de cône évasé et les granulations de ses cloisons (Pliocène, Actuel, etc.).

Dans la plupart des cas les Turbinolidés se reproduisent exclusivement par œufs, mais ils sont cependant quelquefois susceptibles de bourgeonner. L'on trouve souvent des *Caryophyllia*

associés par leur base; les *Desmophyllum* E. H. forment des colonies irrégulières, à longs calices séparés. *Bastotrochus* E. H. produit des bourgeons sur ses côtés, et ceux-ci deviennent bientôt libres, tandis que *Cœnocyathus* E.H. (Oligocène, actuel) forme des colonies plus ou moins arborescentes. Ces faits montrent que la faculté de se reproduire par bourgeonnement reparaît encore de temps en temps dans un groupe d'où elle semblait avoir absolument disparu.

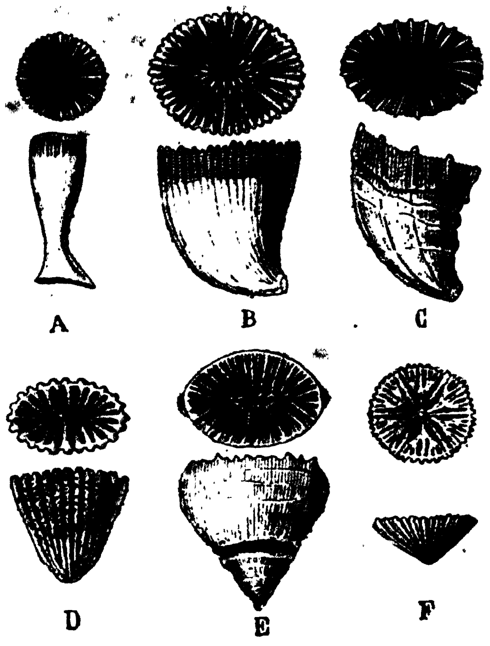


Fig. 56. — Turbinolidés — *A*, *Caryophyllia cylindracea* Reuss, Sénonien, Wiltshire. — B, *Trochocyathus mitratus* Goldf. Tortonien, Tortone. — C, *Ceratotrochus duodecimcostatus* Goldf. Tortonien, Tortone. — D, *Sphenotrochus crispus* Lk. Parisien. — E, *Flabellum avicula* Michelotti, Tortonien — F, *Deltocyathus italicus* Michelotti, Pliocène, actuel (Quenstedt, modifié d'après nature).

B. — Hexacoralliaires Fungidés.

Les Fungidés renferment une longue série de formes reliées par de nombreux intermédiaires. Les termes extrêmes de la série principale et de ses diverses branches sont très différents, si bien qu'il est difficile de donner du groupe entier une définition générale. Le caractère principal est la présence de *synapticules* qui se développent entre les cloisons. Des ouvertures peuvent exister parfois dans la muraille et les cloisons; mais, malgré ces perforations, le test ne présente pas la structure finement poreuse des Madréporaires dits *Perforés*. Les tentacules sont courts et ne se rétractent pas complètement.

1re FAMILLE. — PLÉSIOFUNGIDÉS.

Ces formes unissent manifestement les Apores et les Fungidés. Il y a en effet à la fois des synapticules et des dissépiments endothécaux.

Epistreptophyllum Mil., polypier simple du Jurassique, appartient probablement à ce groupe.

Les *Thamnastræa* de Sauvage (fig. 57 *A*) sont des colonies astréennes, s'accroissant par bourgeonnement submarginal. Les calices sont superficiels, toujours distincts. La muraille de chaque calice est souvent très réduite ou disparaît même complètement à la surface, les calices étant unis les uns aux autres par des côtes qui continuent directement les cloisons (rayons septo-costaux). Il y a une muraille générale pour la colonie, avec une épithèque plissée. Les *Thamnastræa*, avec les genres voisins, apparaissent dans le Trias. Ils représentent la forme primitive des Fungidés. Ortmann les considère même comme la forme ancestrale de tout le groupe des Apores. Quoi qu'il en soit, ces formes astréennes de Plésiofungidés ont joué un rôle considérable à l'époque secondaire ; on en rencontre un grand nombre d'espèces dans les récifs, côte à côte avec les Isastrées.

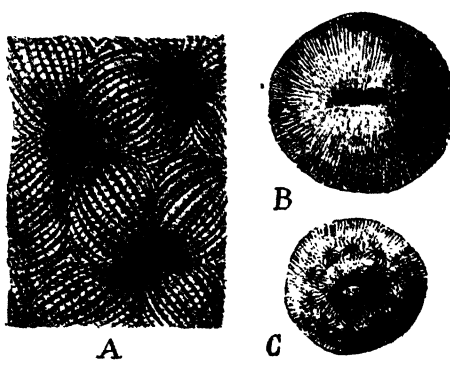


Fig. 57. — Fungidés. — A, *Thamnastræa agaricites* Goldf. Turonien, Gosau. — B, *Anabacia complanata* Defr. Bathonien. — C, *Genabacia stellifera* d'Arch. Bathonien (A, Ferry et Fromentel. B, C, Quenstedt).

Une forme voisine intéressante est *Dimorphastræa* d'Orb. (Jurassique) où le premier calice formé reste distinct par sa grande taille de tous les autres qui se développent à peu près concentriquement autour de lui. Pareille disposition se rencontre aussi chez certains Astréidés, mais elle n'aboutit pas à une différenciation morphologique importante. Il n'en est pas de même chez les Fungidés, comme nous allons le voir.

2e FAMILLE. — LOPHOSÉRIDÉS.

Parmi les Fungidés dépourvus de traverses endothécales, ceux qui se rapprochent le plus des précédents sont ceux où les cloisons et la muraille ne sont ni perforées, ni échinulées (*Lophoséridés*). Plusieurs séries naturelles s'observent dans ce groupe. L'une d'entre elles peut prendre son point de départ dans le genre *Dimorphastræa*. Chez *Cyathoseris* E. H. (Crétacé, tertiaire et actuel) le calice parent garde une importance con-

sidérable par rapport à ceux qui naissent sur ses côtés ; ces derniers sont petits, mal délimités et leurs septa ne sont que la continuation des côtes du grand calice, qui se creuse en entonnoir. Toutes les transitions existent d'ailleurs entre de grandes colonies, où les calices sont encore nettement radiés, et d'autres plus petites où les cloisons restent encore manifestement sous la dépendance du calice central.

Enfin chez *Trochoseris* E. H., le bourgeonnement ne se fait plus que rarement. On rencontre encore de distance en distance des points où les septa sont vaguement associés et interrompus; quelquefois même un calice devient assez distinct; mais d'une manière générale on peut dire que le calice parent a perdu la faculté de bourgeonner. Un polypier de ce genre, qui marque un retour d'un type colonial à une forme simple, se distinguera cependant facilement de ceux qui constituent des formes simples primordiales comme les Turbinolidés. Le calice est en effet évasé, contourné, lobé ; les cloisons sont longues et ne partent pas toutes du centre. Or les tentacules sont situés au-dessus des cloisons à la naissance de celles-ci ; ils forment donc des cycles très espacés les uns des autres, comme cela se voit dans le genre actuel *Fungia;* ils semblent épars sur le disque. Cette disposition s'observe d'ailleurs chez *Fungia*. Nous sommes donc ici manifestement en présence d'un cas de *retour d'une forme composée à une forme simple :* le passage se fait par la disparition de la faculté de bourgeonnement chez une forme où la colonie commençait, en s'individualisant, à prendre un aspect déterminé. Cette théorie s'appuie en particulier sur l'existence de nombreux termes de passage entre *Cyathoseris* et *Trochoseris*.

Cycloseris E. H. (Crétacé, tertiaire, récent) est une forme discoïde, à surface bombée, à fossette allongée et à nombreuses cloisons, qui représente dans ce groupe l'équivalent du genre *Fungia*, c'est-à-dire la forme nettement individualisée.

De même les *Genabacia* E. H. (fig. 57 *C*), petites colonies semi-globulaires, à calices superficiels peu marqués, deviennent des *Anabacia* E. H. (fig. 54 *B*), formes simples exactement semblables, par une simple régularisation des cloisons.

Les types récents des *Lophoseris, Haloseris, Leptoseris* E. H. etc., forment une nouvelle série très complète, parallèle aux précédentes.

Il peut arriver aussi que le bourgeonnement très actif soit accompagné d'une fusion plus ou moins prononcée des calices : il résulte de là des formes méandrinoïdes semblables à celles qu'on a rencontrées chez les Astréidés ; mais le phénomène est

moins fréquent que dans cette dernière famille. Il est déjà indiqué chez *Oroseris* E. H., et *Periseris* From. du Jurassique, qui rappellent exactement *Latomæandra*. Enfin *Comoseris* d'Orb. (Jurassique-oligocène) est tout à fait méandrinoïde. A partir de l'époque tertiaire apparaît une série nouvelle où l'on voit les calices se disposer en séries le long de la muraille du polypier (*Agaricia* Lk, *Mycedium* Oken), puis les séries sont séparées par des collines et deviennent nettement confluentes chez *Pachyseris* E. H. (Éocène actuel).

3e FAMILLE. — FUNGIDÉS.

Cloisons épaisses, souvent pourvues de granulations sur les faces, et d'épines sur la tranche; muraille commune échinulée. La série qui mène des formes composées aux formes simples est la plus complète de tout le groupe des Coralliaires; mais elle est formée exclusivement de genres récents (*Polyphyllia* Q. et G., *Cryptabacia* E. H., *Herpetolitha* E. H., *Sandalolitha* Quelch., *Haliglossa* Ehrb., *Fungia* Lk). Il est seulement intéressant de constater que la forme la plus ancienne, *Podabacia* E. H., est précisément une forme composée. C'est un polypier de grande taille, en forme de coupe évasée et lobée, à calices très nombreux, où le calice central est nettement distinct. Cette forme représente dans cette série le type des *Cyathoseris* de la série des Lophoséridés.

4e FAMILLE. — PLÉSIOPORITIDÉS.

Fungidés à cloisons minces, très nombreuses, perforées par des ouvertures régulièrement disposées.

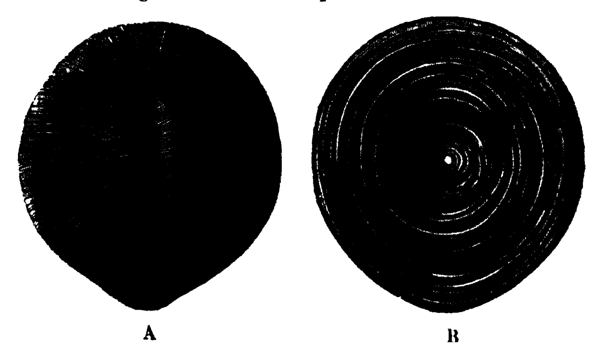


Fig. 58. — *Cyclolites elliptica* Lk. Turonien. — A, Face supérieure. — B, Face inférieure, montrant l'épithèque plissée concentriquement.

Microsolena Lamx., très répandu dans le Trias et le Jurassique, est une forme composée, encroûtante, ou dendroïde

Chez *Coscinaræa* E. H., les calices sont confluents en séries méandrinoïdes (Pliocène et actuel). Enfin *Cyclolites* Lk (fig. 58) est une forme simple, bombée, qui rappelle exactement les *Cycloseris* ou les *Fungia*. Les cloisons très serrées forment de nombreux cycles, la base plane est pourvue d'une forte épithèque, et la surface est bombée. Ce type important apparaît dans le Jurassique, devient très abondant à l'époque crétacée et disparaît dans l'Éocène.

C. — *Hexacoralliaires Perforés.*

Le cœnenchyme est poreux, ou, plus exactement, spongieux et réticulé; il est formé de corpuscules calcaires qui n'arrivent pas à se souder en lames compactes, mais constituent seulement des trabécules irrégulières laissant entre elles un grand nombre d'ouvertures. Les septa sont généralement bien développés et peuvent arriver à être presque compactes, mais ils peuvent aussi se réduire à un réticulum à jour ou à des épines peu développées. Il peut exister ou non des dissépiments et des planchers. Les parties molles remplissent tous les espaces non occupés par le calcaire.

Les Perforés sont simples ou associés en colonies, mais jamais les calices ne se fusionnent: ils naissent rarement par scissiparité.

1re FAMILLE. — EUPSAMMIDÉS.

Polypiérites toujours de grande taille, à cloisons bien développées, s'appuyant les unes sur les autres. Les formes les plus anciennes de cette famille sont les *Stephanophyllia* Mich. (fig. 59 *E*), polypiers simples, discoïdes, à muraille horizontale; certaines formes de ce genre (*Discopsammia* d'Orb.) rappellent de près certains Fungidés de même apparence (*Microseris*): les bords des septa sont plus ou moins dentés; la muraille est régulièrement perforée. Ce sont les *Stéphanophyllies lentilles* d'Edwards et Haime. Elles peuvent servir de point de départ à tout le groupe des Eupsammidés. Les Stéphanophyllies prennent une grande extension dans l'Éocène, et sont remarquables par la régularité de leurs systèmes de septa divergents s'appuyant les uns sur les autres de manière à former des étoiles élégantes. Quelques formes sont encore vivantes.

Les *Balanophyllia* S. Wodd (*B*) qui apparaissent ensuite (Éocène actuel) ont un calice circulaire ou elliptique, profondément creusé, avec une columelle spongieuse. Les premières espèces et beaucoup de formes récentes sont fixées par une large

base; d'autres peuvent devenir pédonculées et se détacher à l'état adulte.

Parmi les formes qui se groupent autour de ce type, la plus connue est *Eupsammia* E. H. (*A*) qui est fixé dans sa jeunesse sur un grain de sable, et devient libre à l'état adulte. Les septa compactes ou grossièrement perforés sont ornés de fortes granulations sur leurs faces.

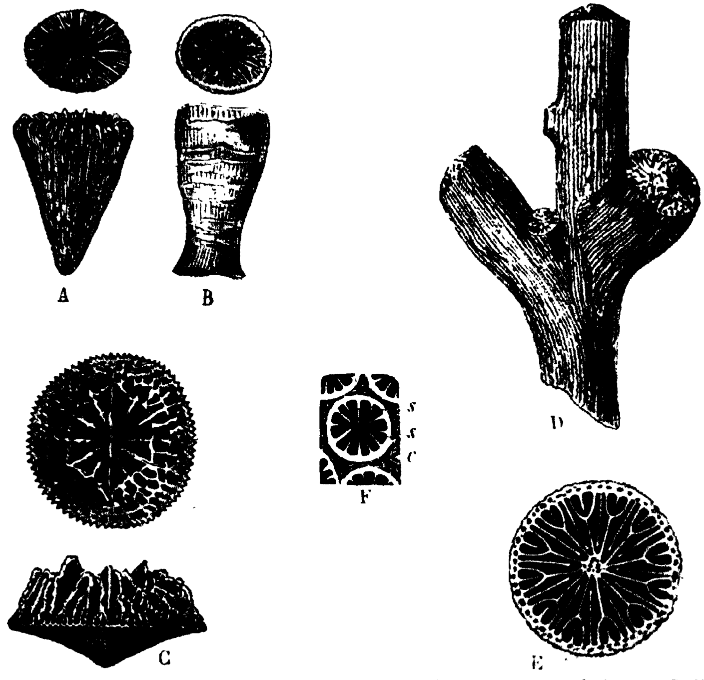


Fig. 59. — Madréporaires perforés. — A *Eupsammia trochiformis* Pall. Parisien. — B, *Balanophyllia varians* Mich. Miocène. — C, *Stephanophyllia imperialis* Mich. Miocène, Siebenbürgen. — D, *Dendrophyllia elegans* Dunc. Eocène, Brakleshain. — E, *Dendrophyllia cornigera*. — F, *Madrepora Solanderi* Defr. Sables de Beauchamps (*s*, cloison principale; *c*, cœnenchyme).

Dendrophyllia Bv. (*D*) n'est à proprement parler qu'une Balanophyllie qui par bourgeonnement a produit des colonies arborescentes. La faculté de bourgeonnement se manifeste déjà chez *Balanophyllia*, mais les individus formés s'isolent vite. Ici, au contraire, ils restent associés. Mais la colonie peut prendre des aspects bien différents suivant que le bourgeonnement est basilaire ou marginal; on a ainsi toutes les transitions entre des formes encroûtantes, digitées, branchues ou arborescentes.

Chez *Lobopsammia* E. H. seulement, se forment de petites colonies où les calices s'accroissent par fissiparité.

Astroides E. H. est un genre récent très commun dans la Méditerranée où les calices nés par bourgeonnement croissent côte à côte sans arriver à se souder complètement. La columelle très haute, circulaire, spongieuse, caractérise cette forme intéressante, la seule où s'accuse une tendance du type des Eupsammidés en vue de la formation de colonies astréiformes.

2e FAMILLE. — MADRÉPORIDÉS.

Cette famille ne comprend que des formes composées, où les calices très petits et très distants les uns des autres sont unis par un abondant cœnenchyme très spongieux. Les murailles des calices ne sont pas distinctes du cœnenchyme. Les calices sont proéminents.

Le genre *Madrepora* L. (fig. 56, *F*), qui comprend actuellement plusieurs centaines d'espèces, renferme les Coralliaires les plus abondants dans les récifs actuels : rien n'est variable comme l'aspect des colonies qu'il forme et qui peuvent occuper des espaces considérables. Il y a des formes encroûtantes, lobées, rameuses, en grappe, etc. Le caractère du genre est tiré de l'union de deux septa primaires au centre du calice, et de l'absence de columelle : un des tentacules est plus grand que les autres (fig. 59, *F*).

Dans toutes les colonies il existe des polypiérites où la symétrie bilatérale s'accuse par l'allongement du calice, et la réduction de toutes les cloisons autres que les cloisons primaires. Les *Madrepora* apparaissent dans le Tertiaire ; ils atteignent leur maximum à l'époque actuelle.

3e FAMILLE. — PORITIDÉS.

Les *Poritidés* forment, comme les Madréporidés, des colonies volumineuses très importantes au point de vue de la formation des récifs actuels. Le groupe est assez mal délimité. Il se distingue des *Madrepora* en ce que les cloisons primaires n'arrivent jamais à se souder en une lame unique et en ce qu'il existe une columelle.

Une première série (TURBINARINÉS) renferme les formes où les calices sont bien développés, avec des cloisons et une columelle bien distinctes séparées par un cœnenchyme abondant. L'aspect de la colonie rappelle un peu celle des Astréidés. C'est le cas des types tertiaires *Dendracis* E. H., *Astreopora* Bv., *Turbinaria* Oken. Le genre *Actinacis* d'Orb. a des palis.

Chez les PORITINÉS, les calices deviennent plus petits et le cœnenchyme devient beaucoup moins abondant. *Litharæa* E. H. (Éocène, Miocène), *Rhodaræa* E. H. (Miocène, actuel), enfin *Porites* Lk. (Crétacé, Tertiaire, actuel), sont les principaux termes de cette série.

Enfin les ALVÉOPORINÉS, avec les genres *Koninckia* E. H. (Crétacé), *Alveopora* Q. et G. (Tertiaire et actuel) montrent le degré le plus avancé dans la régression du squelette. Les cloisons, le sclérenchyme, les murailles sont réduits à des séries d'épines ou de trabécules formant un réticulum à larges mailles. Il existe aussi des planchers de même nature.

On voit, par ce qui précède, qu'il est impossible d'assigner une origine commune à toutes les formes qui composent le groupe des Perfores : ce groupe n'est, en somme, pas homogène, et les trois familles qui le composent n'ont pas de formes de passage. Elles n'ont d'ailleurs pas d'autre caractère commun que la structure poreuse de la muraille et du cœnenchyme; et il est probable qu'on doit les rattacher à trois familles distinctes de l'ordre des Perforés. Elles en dériveraient par un processus très simple, qui n'est autre chose qu'un arrêt dans le développement des parties dures. Ainsi se trouve expliqué le fait que la plupart des formes de Perforés sont récentes par rapport aux formes d'Apores dont elles reproduisent l'aspect extérieur.

Cette considération nous permet de sortir facilement de l'embarras où les Paléontologistes ont été mis par la découverte de formes réellement perforées dans les terrains paléozoïques. Les affinités de ces formes isolées ont été naturellement très discutées, et il paraissait difficile de les considérer comme les formes ancestrales des types tertiaires et actuels dont ils étaient séparés par de longues périodes géologiques.

Genres paléozoïques rapportés aux Hexacoralliaires.

Les Hexacoralliaires ont-ils succédé brusquement aux Rugueux vers le début de l'ère secondaire, ou sont-ils annoncés dans les temps paléozoïques par des formes que l'on puisse rapporter à l'une ou l'autre des familles qui les composent? La question n'est pas encore définitivement résolue. Il existe parmi les fossiles primaires de nombreuses formes, d'affinités douteuses, qui ont soulevé chacune des discussions intéressantes, que nous ne pouvons reprendre ici. On peut dire qu'il n'existe d'une manière générale *aucune* forme paléozoïque qui reproduise avec tous ses caractères un type quelconque bien défini d'Hexacoralliaire, mais que de nombreux types s'en rapprochent par des particularités diverses.

Ce sont les Astréidés qui présentent avec les Rugueux le plus de points de ressemblance, à cause de leurs traverses endothecales. Le genre *Heterophyllia* M'Coy du Carbonifère est rapporté aux Cladocoracés; néanmoins une sorte de symétrie bilatérale mal définie y est fréquemment visible; il y a une fossula; toutes les cloisons s'appuient les unes sur les autres ou bien convergent vers le centre, sans aucune régularité.

Battersbyia E. H. est aussi ramifié; les cloisons sont nombreuses, sans ordre apparent. Ce genre est aussi rapproché des Astréidés, mais il y a une endothèque vésiculeuse (Dévonien).

Stauria E. H. que nous avons laissé dans les Tétracoralliaires à cause de la présence de quatre cloisons primaires est rapporté par Nicholson aux Astréidés, à cause de la présence de trois cycles de cloisons.

Columnaria Goldf. se compose de polypiérites juxtaposés ou isolés, arrondis

ou polygonaux, avec une trentaine de cloisons de deux ordres, dont l'une est plus grande que les autres; nous ne voyons pas de bonne raison pour séparer ce type des Tétracoralliaires.

Aux *Turbinolidés* l'on rattache parfois des types que nous avons maintenus parmi les Tétracoralliaires Inexpleta ; ce sont *Cyathaxonia*, *Petraia*, etc. Un type intéressant est *Duncanella* Nich. (Silurien), polypier simple, où seize cloisons toutes égales viennent converger vers le centre et forment une fausse columelle.

Le genre *Palæocyclus* E. H. était anciennement rapporté aux Fungidés.

Il existe un certain nombre de Polypiers paléozoïques dont le sclérenchyme est poreux. Mais pour qu'il soit légitime de rapporter ces types aux perforés, il faudrait pouvoir démontrer d'abord qu'ils sont Hexacoralliaires; c'est un problème difficile, car les cloisons sont toujours rudimentaires ou nulles.

L'un des types les plus anciens est *Calostylis* Lindstr. du Silurien de Dudley; les polypiérites sont cylindriques, isolés ou arborescents. Les cloisons sont indistinctes et se resolvent chez l'adulte en un réseau vermiculaire irrégulier qui remplit toute la chambre viscérale. Lindstrom et Nicholson rapportent ce genre aux Eupsammidés, Neumayr le laisse dans les Tétracoralliaires. Dans les formes jeunes, on distingue successivement 24 cloisons, puis 32, 43... Quand le polypiérite est très petit, les cloisons paraissent réparties en quatre groupes.

On rapporte aux *Poritidés* des formes du Silurien inférieur (*Protaræa* E. H., *Stylaræa* Seeb., *Palæacis* E. H.), dont le tissu est vermiculaire, et qui sont à peu près dépourvus de cloisons. La présence d'un cœnenchyme net est le principal argument présenté pour les séparer des Rugueux : ils se rapprocheraient des genres Tertiaires *Litharæa*, *Rhodaræa*, etc.

Le tissu devient encore plus lâche, plus spongieux et présente de plus grandes perforations chez *Aræopora* Nich et E. H. du Dévonien, qui d'après Waagen se rattacherait aux *Alveopora*. Éocène et actuel.

En résumé, les raisons mises en avant par les divers auteurs qui ont fait connaître la structure des types précédents et les rapprochent des Hexacoralliaires ne nous paraissent pas définitives, surtout en ce qui concerne les Perforés. Le caractère tiré de la perforation du test est important, mais non pas exclusif. Ainsi les Plesioporitides perforés sont laissés parmi les Fungides et non rapprochés des Madrépores. Il semble que la structure spongieuse du test ait pu apparaître à diverses époques et aux dépens de types très différents : il n'y a, on le sait, aucune transition entre les trois familles principales d'Hexacoralliaires perforés qui semblent constituer des series indépendantes. Dès lors il semble naturel que le même phenomène ait pu se produire aux dépens des Tétracoralliaires paléozoïques. Sans cette interprétation, il est impossible de s'expliquer, comme le fait remarquer Neumayr, pourquoi les Perforés auraient disparu depuis le Carbonifère, sans laisser de trace, et auraient ensuite donné directement naissance, à partir du Crétacé ou de l'Éocène, à des formes telles que les Eupsammidés qui semblent bien plus parfaites, et où le type Hexacoralliaire se montre realisé avec la plus grande régularité.

Les types imperforés d'affinités douteuses nous semblent être simplement des types aberrants qui n'ont pas donné naissance aux Hexacoralliaires apores, mais qui semblent resulter d'une évolution de même nature. Chez eux le processus de disparition de la symétrie bilatérale s'essaie pour ainsi dire, et donne les mêmes aspects qui deviendront plus constants et plus nets dans les formes ultérieures.

Appendice aux Coralliaires.

Groupes incertæ sedis.

Les familles qu'il nous reste à examiner présentent toutes ce caractère commun que les chambres viscérales des polypiérites

sont divisées par des planchers horizontaux, simples ou bifurqués. Dans la classification de Milne-Edwards et J. Haime, toutes ces formes étaient réunies dans l'ordre des *Tabulés,* qui avait une importance égale à celui des Perforés ou des Apores, et comprenait, en outre des familles qui suivent, les Hélioporidés et les Hydrocoralliaires. On sait, aujourd'hui, que ce groupe est tout à fait hétérogène; l'étude des parties molles a permis de déterminer avec certitude les Hydrocoralliaires comme Hydroméduses, les Hélioporés comme Alcyonnaires. On considère

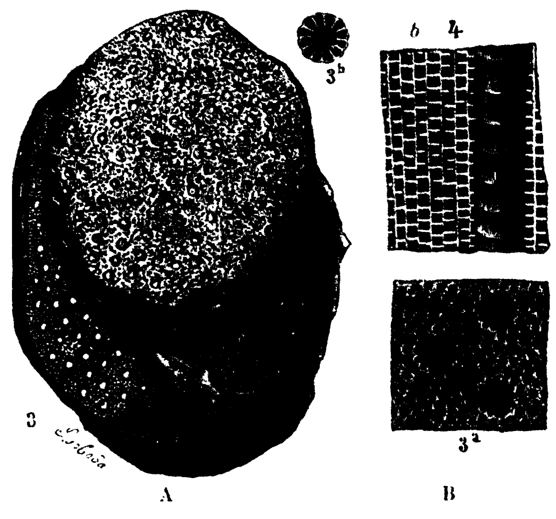


Fig. 60. — *Heliolites porosus* Goldf. (Dévonien de l'Eifel). — A, Vue d'ensemble, grandeur naturelle. — B, Fragment de la surface, grossie. — C, Coupe verticale. — D, Coupe transversale d'un autopore. — *a*, autopores; *b*, siphonopores (ZITTEL).

en général les Favositidés comme une famille spéciale de Perforés.

Il reste encore un assez grand nombre de familles dont les affinités ne sont pas fixées, malgré des études approfondies. Il est, d'ailleurs, tout à fait improbable que ces familles aient des rapports étroits les unes avec les autres, et elles seront plus tard réparties dans des groupes préexistants, ou bien formeront des groupes spéciaux. Aussi ne conservons-nous pas le groupe des Tabulés même réduit à ces limites. Mais si la position systématique de ces formes est incertaine, leurs caractères morphologiques et microscopiques sont connus avec détails; et comme, d'autre part, ce sont des fossiles abondants et importants, nous croyons devoir les examiner brièvement.

1re FAMILLE. — HÉLIOLITIDÉS.

Les genres *Heliolites* E. H. et *Lyellia* Dana ressemblent beaucoup aux *Heliopora* (fig. 60) ; ils forment, en effet, des colonies massives formées de tubes zoïdaux de deux sortes : les grands tubes, ou *autopores* (*a*), présentent des planchers écartés, et ont normalement douze cloisons ; les petits tubes, ou *siphonopores* (*b*), ont des planchers très rapprochés, et sont dépourvus de cloisons. Mais la structure du polypier est compacte, les parois des polypiérites sont minces, et ne présentent pas la structure cristalline prismatique des Héliopores. Une autre différence importante consiste en ce que le nombre des cloisons n'a rien de fixe ; il peut s'élever jusqu'à trente-cinq, et parfois même les cloisons sont inégales et divisées en deux cycles. Chez *H. megastoma*, d'après Rœmer, et dans le genre *Polytremacis* d'Orb., six des douze cloisons sont plus développées que les autres, et arrivent jusqu'au centre du calice. Dès lors, il faut nécessairement que les septa charnus aient alterné avec les douze cloisons ; on est, par suite, amené à écarter les *Heliolites* des *Heliopora*, et à les rapprocher des Hexacoralliaires ; néanmoins, rien ne prouve qu'ils n'aient pas constitué un groupe spécial d'Hydrocoralliaires.

2e FAMILLE. — HALYSITIDÉS.

C'est avec les *Tubiporidés* ou les *Héliolitides* que les *Halysites* Fisch. semblent avoir le plus d'affinités (fig. 61). La colonie se compose de polypiérites tubulaires, juxtaposés de manière à former des séries linéaires qui se replient et s'anastomosent. Chaque polypiérite se compose d'un tube central et d'une exothèque épaisse ; il est coupé par des planchers ; on ne trouve pas de cloisons, mais parfois douze rangées verticales d'épines.

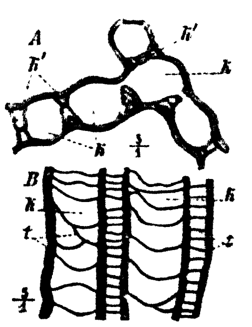


Fig. 61. — *Halysites catenularia* L. Bohémien Gotland. — A, Coupe transversale. — B, Coupe longitudinale. — *t*, planchers ; *k*, cellules ; *k'*, traverses vésiculeuses (emprunté à Steinmann).

Dans quelques espèces (*H. escharoïdes*), la colonie est dimorphe, et, avec les grands polypiérites, alternent des individus plus petits, où les planchers sont plus rapprochés (fig. 61, B, *t*). A l'origine, la colonie se compose de stolons rampants et ramifiés, sur lesquels s'élèvent les polypiérites.

3e FAMILLE. — AULOPORIDÉS.

On trouve très fréquemment, sur les rocs ou les polypiers des terrains paléozoïques, de petites colonies rampantes formées de stolons ramifiés, d'où émergent çà et là de courts calices ovales. Ces formes constituent le genre *Aulopora* Goldf. Les polypiérites sont tabulés, et présentent des cloisons rudimentaires réduites à des stries longitudinales.

Pyrgia E. H. se trouve souvent à l'état de polypiérites isolés, dépourvus de cloisons; à l'état adulte, ce genre forme des colonies réticulées qui ne touchent le support qu'en quelques points. Ce groupe est placé, en général, d'une manière provisoire parmi les Alcyonnaires.

4e FAMILLE. — SYRINGOPORIDÉS.

A l'état jeune, les *Syringopora* Goldf. (fig. 62) ressemblent beaucoup aux *Aulopora;* la colonie se compose, à l'origine, d'un réseau de tubes anastomosés; mais, de distance en distance, s'élèvent des tubes verticaux, flexueux, qui forment une masse fasciculée. Ces tubes viennent rarement au contact, mais sont reliés par d'autres tubes horizontaux disposés irrégulièrement. Le calice renferme des planchers horizontaux ou un tissu vésiculaire qui se prolonge aussi dans les tubes de connexion. Il n'y a pas de septa proprement dits, mais seulement des rangées verticales d'épines qui peuvent rester rudimentaires.

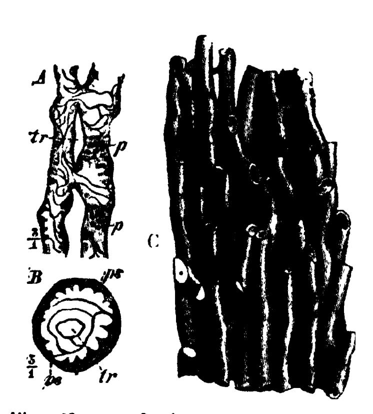


Fig. 62. — *Syringopora*. — A, *S. reticulata* Goldf. Calcaire carbonifère. Coupe longitudinale. — B, Le même, coupe transversale. — *p*, *ps*, pseudosepta; *tr*, traverses infundibuliformes (NICHOLSON). — C, *S. cancellata* Röm. Bohémien (RÖMER).

Ce genre, très commun du Silurien au Carbonifère, est relié aux Perforés par des formes de transition intéressantes.

Chez *Cannapora* Nich. (Silurien), les polypiérites se rapprochent davantage. Dans les parties où ils sont en contact, ils prennent une forme polygonale, et les tubes de communication sont remplacés par de simples pores. Le même fait se retrouve chez *Romingeria* Nich. (Silurien et Dévonien), où la colonie a

une forme arborescente, dont les calices nouveaux naissent à tous les niveaux, et qui est dépourvue de tubes de communication. Chez *Chonostegites* E. H., le polypier est massif, les tubes horizontaux sont remplacés par des planchers creux, remplis de tissu endothécal ; mais lorsque les polypiérites viennent au contact, ils communiquent encore par des pores. Enfin, *Rœmeria* E. H. nous conduit tout à fait aux *Favositidés*, dont il diffère par la présence du tissu vésiculaire, qui le rapproche des *Syringopora*.

Il résulte de ces faits, mis en lumière par Nicholson, que les Syringoporidés sont aux Perforés ce que les *Lithostiotion*, par exemple, sont aux Tétracoralliaires ; les polypiérites restent isolés au lieu de former une masse astréenne ; mais ici les ouvertures de communication subsistent, et s'étirent en tubes dont les parois sont la continuation de celles des polypiérites.

5e FAMILLE. — FAVOSITIDÉS.

Ce groupe a été très répandu à l'époque paléozoïque, surtout pendant le Devonien et le Carbonifère. Il est ordinairement rapporté aux Hexacoralliaires perforés. Le polypier est formé de polypiérites polygonaux, dont les murailles sont juxtaposées avec interposition d'une quantité très faible de stéréoplasma. Les murailles sont traversées par des pores disposés en séries longitudinales, et situés à des distances constantes. Ces ouvertures présentent de grandes différences avec les canalicules irréguliers du squelette des Hexacoralliaires perforés. Il peut, d'ailleurs, arriver que la mince paroi qui s'interpose entre les murailles des calices ne soit pas perforée. Si les murailles sont épaissies, de véritables tubes établissent la communication. Les cloisons semblent nettement disposées suivant le type hexaméral ; elles sont parfois au nombre de six ou douze. Elles sont nettes chez *Calapœcia* Bill. ; mais, en général, elles sont rudimentaires, et se réduisent à des stries longitudinales. Elles manquent d'ailleurs fréquemment (*Striatopora* Hall).

Chez *Favosites* Lk. (fig. 60, A) existent des planchers vésiculeux également espacés. Chez *Emmonsia* E. H. apparaît de plus un tissu vésiculeux, qui devient plus abondant chez *Michelinia* de Kon. (Carbonifère). Près de ce genre, il faut placer *Pleurodictyum* Goldf. (fig. 60, B), qui s'y rattache par des intermédiaires. L'espèce la plus commune, *P. problematicum*, est ordinairement représentée à l'état de moule : on voit alors la place des pores indiquée par des trabécules. Au centre se trouve un tube contourné, que l'on considère générale-

ment comme ayant appartenu à une Annélide commensale (*c*).

Alveolites Lk. se distingue par le fait que le système de cloisons se réduit à une lamelle (parfois trois) disposée dans le plan médian de chaque calice. Il y a là quelque analogie avec ce qui

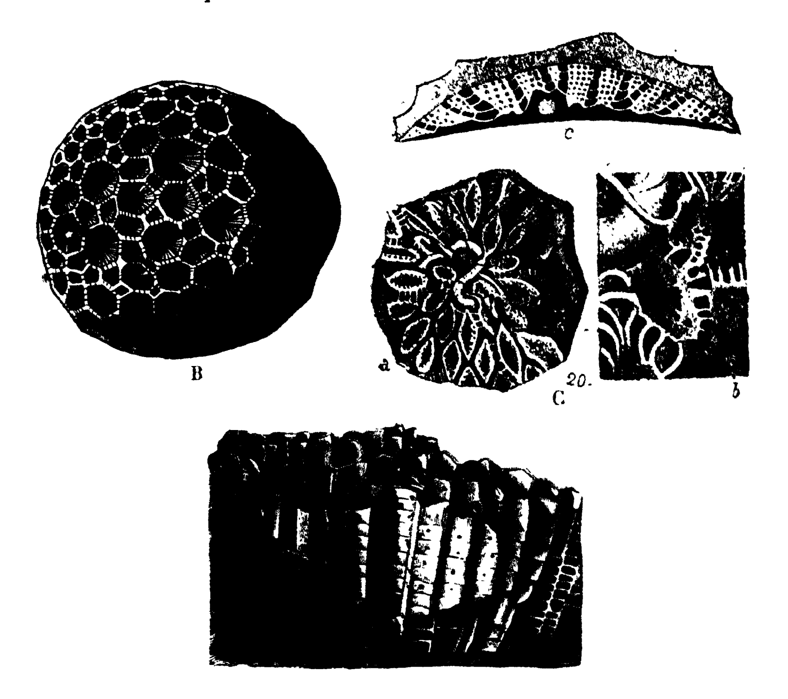


Fig. 63. — Favotilidés. — A, *Pleurodictyum americanum* Romer. Dévonien d'Amérique. — B, *P. problematicum* Goldfuss. Dévonien de l'Eifel. — C, *Favosites gothlandicis* Lk. Bohémien de Gotland (Rœmer).

se passe dans le genre *Madrepora*. Parfois aussi les cloisons sont bien développées. Il y a des rangées verticales de pores et de nombreux planchers horizontaux. La colonie est massive ou rameuse.

6ᵉ FAMILLE. — CHÆTÉTIDÉS.

Le genre *Chætetes* F. v. W. est l'un des types de polypiers le plus répandus dans le Carbonifère. Il se retrouve dans le Jurassique des Alpes et du Japon (Haug, 1883). *Chætetes radians* forme des masses importantes dans le Carbonifère de Russie (fig. 64).

Les colonies sont formées de polypiérites prismatiques longs et grêles, si intimement soudés qu'il est impossible, au micros-

cope, d'observer le dédoublement en deux lamelles. Les sections transversales sont des polygones irréguliers. Les cloisons transversales sont peu rapprochées. Les murailles sont imperforées, et il n'y a pas trace de septa. Fréquemment, des côtes longitudinales, au nombre de une, deux ou trois par polypiérite, se projettent dans la cavité; deux côtes opposées viennent fré-

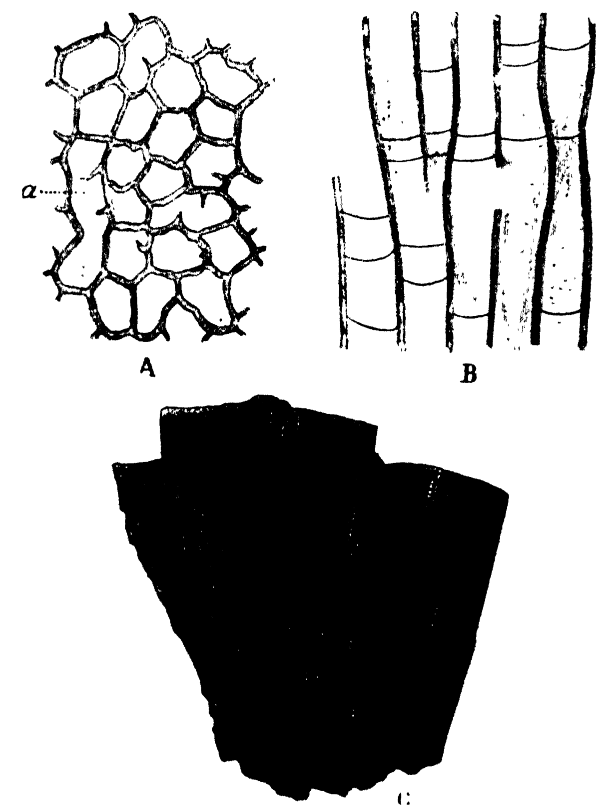


Fig. 64. — A, B, *Chætetes Etheridgii* Nich. Calcaire carbonifère. Coupe transversale et coupe longitudinale (NICHOLSON). — C, *Chætetes radians* F. v. W. (Calcaire carbonifère de Moscou (ROEMER).

quemment au contact, ce qui prouve qu'elles représentent les rudiments de nouvelles murailles, qui vont partager en deux les anciens calices; la colonie s'accroît ainsi par fissiparité (Lonsdale). Les affinités de ce groupe sont encore très discutées; ainsi, Nicholson les rapporte aux Alcyonnaires, Zittel aux Bryozoaires.

Tetradium Dana diffère de *Chætetes* par le fait que les lamelles

longitudinales sont normalement au nombre de quatre, et se présentent dans toutes les cellules; les parois de celles-ci semblent, de plus, dédoublées en deux lamelles, c'est-à-dire que chaque cellule a sa paroi propre.

7e FAMILLE. — MONTICULIPORIDÉS.

Colonies de forme très variable, massives, encroûtantes, ramifiées ou globulaires, composées de polypiérites ayant chacun leur paroi propre, imperforés, tabulés, pourvus parfois d'endothèque vésiculeuse. Vers la base de la colonie, les polypiérites sont tous de

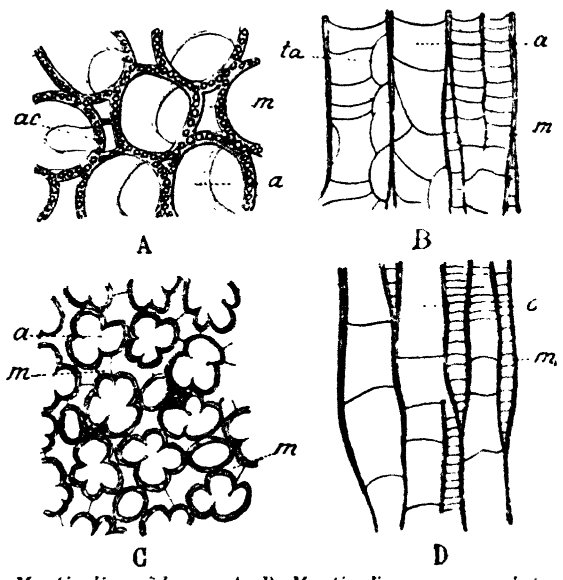


Fig. 65. — *Monticuliporoïdes.* — A, B, *Monticulipora mammulata* d'Orb. sp. Coupe tangentielle et coupe verticale. — C, D, *Callopora Foorda* Nich. Coupe tangentielle et coupe verticale (NICHOLSON).

même nature (*autopores, a*); mais, peu à peu, de nouveaux polypiérites, beaucoup plus petits, viennent s'intercaler entre eux; ces *siphonopores* (*m*) ont les planchers beaucoup plus rapprochés (fig 65). Dans les MONTICULIPORINÉS, ils sont assez abondants pour isoler complètement les autopores les uns des autres, tandis que ceux-ci restent, en beaucoup de points, en contact chez les FISTULIPORINÉS. Un seul genre (*Monotrypa* Nich.) n'a qu'une sorte de polypiérites. Il existe de plus, dans tous les genres, des épines saillantes auxquelles aboutissent de fins canaux; on peut considérer ces productions (*acanthopores, ac*) comme analogues aux épines protectrices des Hydractinies; ils correspondent à des individus plus

ou moins rudimentaires. Les cloisons font défaut, mais parfois (Fistuliporinés) les autopores présentent des replis longitudinaux, se projettent à l'intérieur du polypiérite en côte saillante.

L'accroissement de la colonie se fait par *gemmation intermurale*, et aussi, plus rarement, par fissiparité. Ce fait contredit l'opinion, souvent admise, que les Monticuliporidés seraient des Bryozoaires.

Cette famille comprend une dizaine de genres, qui sont très répandus dans le Silurien, et décroissent rapidement jusqu'au Permien. Ils se répartissent en deux séries.

Les Monticuliporinés ont des acanthopores; les planchers sont droits, non vésiculeux. Les Fistuliporinés n'ont pas d'acanthopores. Les parois des autopores peuvent rester amincies, au moins sur un côté; les planchers ont une tendance à s'organiser en tissu vésiculaire. On trouve souvent des épines cloisonnaires ou des côtes. Enfin, il semble que parfois plusieurs siphonopores puissent se fusionner pour donner des autopores.

Les affinités des Monticuliporidés sont encore très douteuses, quoique les caractères du groupe soient très bien connus. Ils sont rapportés aux Bryozoaires ou aux Coralliaires. C'est avec les Héliolitidés qu'ils semblent avoir le plus de points de ressemblance.

§ 4. — Phylogénie des Coralliaires.

La Paléontologie ne nous apprend rien sur les formes ancestrales des Coralliaires. Elle ne permet pas en particulier de décider quels sont les plus anciens des Alcyonnaires ou des Madréporaires. Quoique l'étude des formes paléozoïques éteintes, d'affinités douteuses, que nous avons examinées en dernier lieu, ait fait récemment de grands progrès, elle ne permet pas encore d'établir un arbre généalogique précis. Cela se comprend sans peine si l'on se souvient combien il est difficile à l'inspection de simples tubes, par exemple, de décider la nature de l'individu qui les occupait. Si les tubes de types isolés tels que *Phoronis* ou *Rhabdopleura* ne se rencontraient qu'à l'état fossile, il serait impossible de deviner à quel groupe appartenait l'animal. Ici la difficulté consiste à distinguer les Hydroïdes, les Hydrocoralliaires, les Coralliaires et les Bryozoaires.

L'Anatomie comparée indique que les Coralliaires dérivent des Hydraires par l'intermédiaire des Hydrocoralliaires. La découverte de la véritable nature des Stromatoporoïdes vient légitimer cette hypothèse dans une certaine mesure, quoique les formes de passage n'aient pas encore été mises en évidence.

Les Coralliaires n'ont pas été découverts jusqu'ici dans le Cambrien. Ils apparaissent en très grand nombre dans le Silurien moyen, et restent abondants dans tous les terrains.

Les coraux paléozoïques renferment des groupes complètement spéciaux; ce sont tous les Tétracoralliaires, quelques Perforés, les Favositidés, et les groupes *incertæ sedis* que nous avons signalés (Monticuliporoïdes, Héliolitidés, etc.). Toutes ces formes, associées à des Hydraires et des Bryozoaires, ont produit des constructions coralliennes importantes dans chaque terrain. L'évolution des Tétracoralliaires n'est pas encore déterminée dans le temps. Il est de même très difficile de décider actuellement si les Hexacoralliaires typiques qui font leur apparition dans le Trias ont pour ancêtres les Tétraco-

ralliaires qui s'en rapprochent le plus par l'aspect extérieur, ou bien ces formes encore douteuses, comme *Protaræa, Calostylis*, etc. Si cette dernière hypothèse reçoit confirmation, il faudrait admettre que les principales familles d'Hexacoralliaires comme les Poritidés, les Eupsammidés, les Turbinolidés, les Astréidés, seraient déjà différenciées dans les temps primaires, et que les Tétracoralliaires formeraient une branche spéciale, éteinte sans laisser de descendants. Mais la lacune considérable qui existe chez les Perforés en particulier entre les formes paléozoïques et les formes tertiaires nous semble militer en faveur de l'autre hypothèse. Les Imperforés seraient les descendants directs de certains groupes de Tétracoralliaires pourvus de planchers, presque dépourvus d'endothèque vésiculeuse; le processus d'évolution consisterait dans une régularisation des cloisons en cycles hexaméraux; le mode de développement en symétrie bilatérale, qui semble si constant chez les Hexacoralliaires, nous semble une preuve en faveur de cette origine. Les Astréidés et les Fungidés sont les formes les moins éloignées des Tétracoralliaires; et sont aussi les plus anciennes. Les Oculinidés, les Turbinolidés, etc., seraient des branches spécialisées de ces types primitifs. Quant aux Perforés, ils nous semblent constituer un groupe hétérogène, dont les quatre termes principaux sont sans relation directe de parenté entre eux. Le processus d'évolution qui aurait donné naissance à ce groupe a fort bien pu se produire à des époques différentes et aux dépens de types distincts; les Perforés paléozoïques n'auraient par suite pas laissé de descendants.

Embranchement III CŒLENTÉRÉS.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. I. HYDROMÉDUSES																
O. I. HYDROÏDES																
S. O. I. GYMNOBLASTES																
Hydractinidés	…	?	?	…	…	…	…	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. O. II. HYDROCORALLIAIRES	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	—	—	—	—	—	—
S. O. III. STROMATOPOROÏDES	—	—	…	…	…	…	…	?	…	…	…	…	…	…	…	…
S. O. IV. CALYPTOBLASTES																
Campanulariidés	?	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	—
Sertularidés	?	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	—
Graptolites	—	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
S. O. V. TRACHYMÉDUSES	…	…	…	…	…	…	…	—	…	…	…	…	…	…	…	—
[O. II. SIPHONOPHORES]	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
O. III. ACALÈPHES	?	…	…	…	…	…	…	—	…	—	…	…	…	…	…	—
Cl. II. CORALLIAIRES																
O. I. ALCYONNAIRES	?	?	?	…	…	…	…	…	—	…	—	—	—	—	—	—
O. II. ZOANTHAIRES																
[S. O. I. ACTINIAIRES]	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	—
[S. O. II. ANTIPATHAIRES]	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	—
S. O. III. MADRÉPORAIRES																
Sect. I. Tétracoralliaires	—	—	—	—	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
Sect. II. Hexacoralliaires																
A. Apores	?	?	?	…	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. Fungidés	?	…	…	…	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. Perforés	?	?	?	…	…	…	…	?	…	—	—	—	—	—	—	—
Incertæsedis : *Heliolitidés*	—	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
Favositidés	—	—	—	—	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
Monticuliporoïdes	—	—	—	—	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
[Cl. III. CTÉNOPHORES]	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	—

IVᵉ EMBRANCHEMENT. — ÉCHINODERMES.

Zoophytes dont le corps est entièrement recouvert de plaquettes dermiques calcifiées, souvent munies de piquants; les parties du corps se répètent généralement autour d'un axe, sauf dans la classe la plus primitive (Cystidés). Il existe un tube digestif, un système vasculaire, un appareil hydrophore et un système nerveux distincts.

Caractères généraux.

Les Échinodermes constituent, dans le règne animal, une série indépendante, comme celle des Cœlentérés. Ils ont en commun, avec ces derniers, une symétrie rayonnée, qui est le caractère normal, mais qui n'est cependant jamais réalisée d'une manière rigoureuse. Ils diffèrent des Cœlentérés par une organisation beaucoup plus élevée, qui se traduit par la présence d'un tube digestif distinct de l'appareil aquifère, d'un système nerveux concentré en nerfs délimités, etc.

Symétrie du corps. — Les Échinodermes les plus anciens et les plus simples, les *Cystidés*, ne présentent aucune symétrie : quelques-uns sont aplatis et ont deux faces dissemblables, mais la plupart ont une forme ovale ou globuleuse, avec ou sans tige et appendices.

Dans toutes les autres classes, la symétrie rayonnée, c'est-à-dire la *répétition des parties homologues* autour d'un axe, est réalisée, mais non cependant d'une manière rigoureuse, c'est-à-dire que les parties dont se compose le corps ne sont pas exactement superposables : ainsi, l'appareil aquifère n'est jamais central ni répété périodiquement. Quand l'arrivée de l'eau se fait dans un canal unique (canal du sable des Oursins et des Astéroïdes), ce canal prend naissance au-dessous d'une plaque perforée (*plaque madréporique* ou *hydrophore*), qui est toujours asymétrique, et qui d'ailleurs est hors du plan médian quand l'animal affecte la symétrie bilatérale. L'anus, au contraire, détermine un plan médian chez les Crinoïdes et beaucoup d'Échinides et la zone où il est situé se différencie parfois fortement.

Une autre cause vient masquer plus complètement la symétrie rayonnée : c'est l'adaptation secondaire de formes libres à la vie errante. Les Échinides paléozoïques étaient tous *réguliers*, c'est-à-dire que l'anus et la bouche sont respectivement à chaque pôle de l'animal, et entre les deux s'étendent dix fuseaux ou aires

alternativement identiques de deux en deux. Mais dès le Jurassique apparaît une tendance marquée des Échinides vers la symétrie bilatérale, l'anus tend à abandonner le pôle apical et vient occuper une position latérale, marginale ou même tout à fait inférieure : les pièces des zones méridiennes et celles du pôle apical se modifient dans le même sens ; l'Oursin possède ainsi une zone médiane qui renferme la bouche et l'anus et des zones symétriques deux à deux. Les parties du test qui se disposent dans le plan de symétrie deviennent aussi différentes des parties homologues qui se disposent par paires.

Pareil fait s'observe, à un plus fort degré, chez les Holothuries des grandes profondeurs, mais cela n'intéresse pas la Paléontologie.

Structure du test. — Le corps est entièrement revêtu de plaques calcaires situées sous l'épiderme et qui forment une enveloppe interrompue seulement en un très petit nombre de points. Ce n'est que dans la classe des Holothuries que ce squelette fait défaut et se trouve remplacé par des spicules cutanés discontinus.

Fréquemment, ces plaques portent des piquants articulés, qui peuvent osciller autour de leur base par l'action de muscles spéciaux, et servent à la locomotion de l'animal. Mais ce caractère, d'où l'embranchement tire son nom, est loin d'être général, car il fait défaut dans quatre classes sur six et ne se retrouve que chez les Échinides et les Astéroïdes.

Toutes les parties qui composent le test d'un Échinoderme (plaques ou piquants) peuvent être distinguées facilement de toute production calcaire provenant d'un autre animal, quelle que soit la petitesse du fragment examiné. S'il s'agit d'un fragment fossile, il se casse toujours suivant des faces planes, qui dans leur ensemble constituent les trois directions de clivage du rhomboèdre primitif caractéristique de la calcite.

Ce fait s'observe encore, mais à un degré moindre, sur le test d'un animal vivant. Cela tient à ce que la calcite, dont les particules sont alignées suivant les directions du rhomboèdre, forme un réseau dont les mailles sont remplies par la matière organique. Dans la fossilisation, la matière organique est remplacée par un nouvel apport de carbonate de chaux qui s'oriente comme le réseau préexistant et l'ensemble forme une masse homogène et cristalline.

1re Classe. — CYSTIDÉS (1).

Echinodermes exclusivement paléozoïques. Le corps, sphérique, ovalaire ou aplati, et généralement fixé par une tige, est formé de plaquettes tantôt très nombreuses, tantôt, au contraire, très peu nombreuses, jamais disposées en symétrie rayonnée parfaite. Bras peu volumineux, souvent nuls. Ouvertures du calice au nombre de deux ou trois, plus rarement de une ou quatre.

§ 1. — Organisation.

Caractères généraux. — Les *Cystidés* constituent une classe d'Échinodermes très importante, sinon par le nombre des formes, au moins par leur ancienneté et la variété de leur organisation. Les genres connus sont seulement au nombre de 70 environ, et ils comprennent 240 espèces (229 sont connues de Barrande). Mais dès les terrains les plus anciens, une grande diversité se manifeste. Les Cystidés sont déjà abondants dans le Cambrien ; ils atteignent leur apogée dans le Bohémien, et aux époques dévonienne et carbonifère on n'en trouve que de faibles restes.

Par rapport aux autres classes d'Échinodermes, les Cystidés sont caractérisés par une plus faible spécialisation, qui se traduit par des caractères négatifs. La symétrie rayonnée n'est réalisée nulle part exactement, et il n'y a aucune tendance à la symétrie bilatérale. Les plaques du calice sont souvent disposées sans ordre, mais forment parfois des zones annulaires.

La forme générale est très variable ; elle peut être sphéroïdale, ovoïde, conique, cylindrique, pyramidale, coudée, ou tout à fait irrégulière. Dans plusieurs genres, elle est aplatie, et les deux faces sont différentes.

Tige. — La plupart des Cystidés étaient fixés au sol par une *tige*. Cette tige, dans le cas le plus simple, est formée d'articles superposés, tous semblables et percés d'un canal longitudinal (*Echinoencrinus*, *Callocystites*, etc.). Elle s'adapte au calice par une couronne de plaques assez larges. Parfois (*Arachnocystites infaustus*) chaque anneau est constitué par des plaquettes qui, dans leur ensemble, forment cinq à six rangées longitudinales et alternent d'une rangée à l'autre. Enfin, les deux caractères sont combinés dans *Dendrocystites Sedgwickii* (Barrande) (fig. 74, B).

(1) Barrande, *Système Silurien du centre de la Bohême* ; vol. VII. *Cystidés* (Ouvrage posthume, publié par Waagen, 1887.)

La tige s'amincit souvent à son extrémité distale (*Lepadocrinus*, etc.) et se réduit à un mamelon saillant chez *Echinosphærites* (fig. 66).

Ouvertures du calice. — En laissant de côté les pores dont les plaques peuvent être percées, le test des Cystidés présente de grandes ouvertures, au nombre de *deux* généralement; on en trouve trois dans quelques genres et quatre dans le seul genre *Aristocystites* (Barrande) (fig. 69 et 67, A). La *bouche* est au centre de la surface supérieure. Elle est généralement ronde, parfois limitée par des replis, ou protégée par un opercule formé de très petites plaquettes. La détermination de cet orifice comme bouche ne peut pas être mise en doute, car c'est de là que partent les gouttières ambulacraires, quand elles existent, et l'on sait qu'elles rayonnent autour de la bouche chez les Crinoïdes.

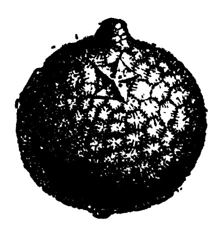


Fig. 66. — *Echinosphærites aurantium* His. Ordovicien de Pulkowa (La bouche est en haut de la figure; la pyramide anale, plus bas, est de face. En bas, tige rudimentaire) (Zittel).

La seconde ouverture (fig. 66) est excentrique, parfois tout à fait latérale. Elle est au sommet d'une pyramide formée de plaques triangulaires. On la considère généralement comme représentant l'anus.

La troisième ouverture est plus petite; elle manque souvent. Quand elle existe (*Orocystites*, *Proteocystites*, etc.), ce qui arrive principalement si les bras sont peu développés, elle est située dans le voisinage de l'anus. Elle est parfois aussi pourvue d'une petite pyramide. On la considère, du reste sans preuves sérieuses, comme l'ouverture génitale.

Enfin, il existe très rarement une quatrième ouverture en forme de fente linéaire (*Aristocystites*), dont la nature est tout à fait problématique (fig. 67, *d*).

Bras. — Les bras des Cystidés ont été découverts par Volborth. Ils avaient passé longtemps inaperçus, parce qu'ils sont presque toujours peu développés et tombent facilement; ils ne sont d'ailleurs présents, à l'état libre, que dans quelques genres. Ils prennent naissance très près de la bouche. Ces bras sont généralement formés par des pièces creuses, alignées de manière à former une gouttière couverte par de nombreuses petites plaquettes. Parfois, il y a plusieurs rangées de pièces. Les bras ne sont jamais bifurqués et sont rarement pourvus de pinnules. On n'en trouve qu'un seul, assez volumineux, chez *Dendrocystites* (fig. 71, B) (cet appendice est décrit par Barrande sous le nom de trompe; Neumayr lui restitue le rôle de bras); *Pleuro-*

cystites en a deux (fig. 74, A); *Echinosphærites* et *Arachnocystites* en ont trois; dans ce dernier genre, ils sont très allongés et très grêles. *Caryocrinus* en a un nombre variable de six à treize (fig. 72). La symétrie pentaradiaire ne se manifeste jamais, ni dans le nombre ni dans la disposition des bras.

Il est remarquable de constater que les bras saillants, en forme de tentacules, sont déjà très développés dans les formes cambriennes, tandis que les genres à sillons ambulacraires y font complètement défaut.

Sillons ambulacraires. — Lorsque les bras font défaut, l'on trouve parfois sur le calice de larges sillons simples ou bifurqués, creusés dans l'épaisseur du test et partant de la bouche : ils sont bordés de chaque côté de rangées de plaquettes qui portent des pinnules rarement conservées (fig. 70, B, *c*). La structure de ces sillons est tout à fait analogue à celle des bras, et il n'est pas douteux qu'ils ne leur soient homologues. Les pinnules ont d'ailleurs été retrouvées sur les bras eux-mêmes chez *Comarocystites*. Ces sillons sont en nombre variable d'un genre à l'autre et aussi dans l'intérieur d'un même genre (*Pseudocrinus*) (2, 3, 4).

Quand les bras sont faiblement développés, leur base est réunie à la bouche par une gouttière étroite. De tels sillons se rencontrent aussi dans des genres où les bras n'ont pas été retrouvés. Ils sont alors ramifiés plus ou moins régulièrement et chaque branche aboutit à un mamelon qui devait porter un petit bras ou une pinnule (*Proteocystites*, *Glyptosphærites*) (fig. 71, A).

Enfin, beaucoup de Cystidés sont complètement dépourvus de bras ou de sillons ambulacraires (*Echinosphærites*, *Aristocystites*, etc.) (fig. 66 et 69).

Plaques du calice. — Le nombre des plaques varie beaucoup chez les Cystidés : il n'est jamais moindre de 13 (*Hypocrinus*, *Cryptocrinus*) et il peut dépasser 100 (*Glyptosphærites*, *Echinosphærites*).

Lorsque les plaques sont très nombreuses, leur disposition est généralement très irrégulière. Cependant dans quelques cas (*Holocystites*) (fig. 70, A) elles se disposent en rangées transversales. Ce fait est plus fréquent et plus prononcé chez les Cystidés à plaques peu nombreuses. Dans ce cas les plaques basales, ou celles du sommet, si elles sont séparées par cinq sillons ambulacraires, ou bien encore les plaques intermédiaires, indiquent une tendance à la symétrie pentaradiée, mais dans aucun cas le nombre des plaques de toutes les rangées transversales à la fois n'est égal à 5 ou un multiple de 5, de sorte que la symétrie

pentaradiée n'est jamais réalisée simultanément par les plaques, les bras et les sillons ambulacraires.

Structure du test. — Si l'on en croit les observations récentes de Barrande, lorsque la conservation d'un Cystidé est parfaite, le test se compose de 3 couches concentriques appelées par Barrande épiderme externe, enveloppe principale, épiderme interne. Fréquemment il arrive que ces enveloppes aient disparu, et que le Cystidé soit représenté par son moule interne. L'épiderme externe, lisse, devait être d'une grande ténuité : il n'a été retrouvé que dans trois genres, et surtout dans *Aristocystites*. Il se divise en plaquettes qui doublent exactement celles de la couche moyenne. Il en est de même de l'épiderme interne, qui, dans ce dernier genre, est hérissé de petits tubercules perforés. C'est la couche moyenne qui est la plus importante. Elle est formée de plaquettes polygonales.

Les trois couches en question n'ont été vues que par Barrande, et décrites dans son ouvrage posthume publié en 1887. Ces observations concordent mal avec ce qu'on sait sur la structure du test des autres Échinodermes. Il y a lieu de se demander si la couche interne et la couche externe ne sont pas dues à des accidents de fossilisation. Il n'est pas rare de rencontrer chez les Blastoïdes et les Échinides des échantillons où, par suite de silicification incomplète, le test paraît être composé de deux couches distinctes.

Pores et canaux. — Des perforations ont été trouvées dans le test de tous les Cystidés sauf *Atelocystites*. L'ancien groupe des *Aporitidés*, de Zittel, est donc mal dénommé.

1° Dans le cas le plus simple, les pores sont disséminés sans aucun ordre sur toute la surface du test (*Aristocystites*, *Craterina*) (fig. 67, A). Ils correspondent à des canaux simples, irréguliers dans leur direction, parfois bifurqués chez *Craterina*. Ces canalicules perforent la couche interne et la couche moyenne, mais leur ouverture est masquée par la couche externe : c'est cette circonstance qui avait fait considérer les genres *Cryptocrinus* (Silurien de Russie) et *Hypocrinus* (Silurien de Timor) comme apores).

Ces pores donnent accès dans des canaux normaux ou obliques à la surface, qui traversent toute l'épaisseur du test et peuvent s'y ramifier (*Aristocystites*, fig. 67, D).

2° Mais d'ordinaire la disposition des canaux du test est plus compliquée. Les pores sont souvent associés deux à deux sur de petites éminences aplaties, ou dans des enfoncements ovales (*Glyptosphærites*, *Holocystites*). Ces pores *conjugués* ou *géminés* (fig. 67, C) sont nombreux sur une même plaque, mais parfois aussi les pores d'une même paire appartiennent à deux plaques voisines. Comme cas de transition, Barrande cite *Aris-*

tocystites subcylindricus où les pores sont reliés deux à deux par un très faible sillon arqué (fig. 67, B).

3° Souvent aussi les deux pores d'une même paire sont éloignés, et communiquent par un canal tubulaire superficiel, creusé dans l'épaisseur de la couche moyenne où il produit une cannelure saillante. Dans ce cas, les deux pores ainsi réunis appartiennent toujours à deux plaques voisines. Ces paires de pores,

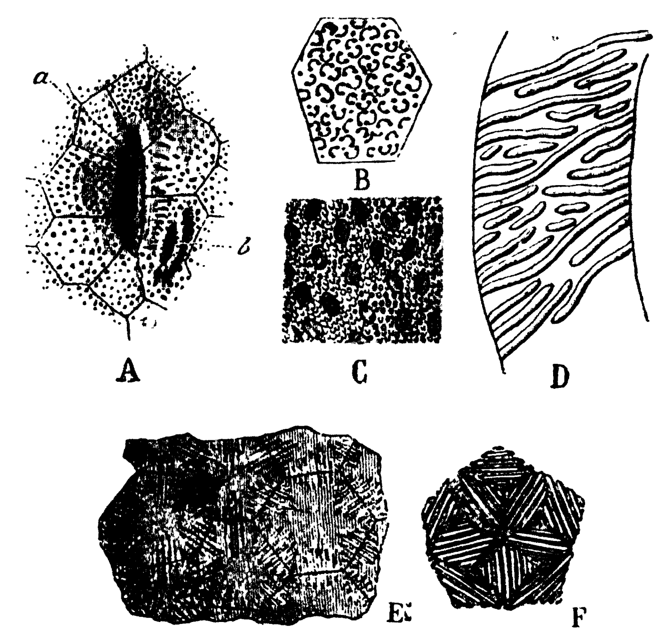


Fig. 67. — Pores et canaux des Cystidés. — A, Pores isolés d'*Aristocystites Bohemicus* Barr. — B, Pores géminés d'*A. subcylindricus* Barr. — C, Pores géminés de *Prosleocystites*. — D, Canaux du test d'*Aristocystites*. sp (section du test). — E, Losanges pectinés d'*Echinosphærites aurantium* Hising (les plaques supposées usées à gauche pour montrer les canaux). — F, Losanges pectinés de *Caryocystites granatum* Zitt. Wahl., montrant les pores à gauche (A D : Barrande, E. F. : Zittel).

avec leur canal d'union, sont juxtaposées de manière à figurer des losanges très réguliers, où la suture des deux plaques forme la grande diagonale : ces figures s'appellent losanges *pectinés* (fig. 67, E, F).

Il peut arriver que les canalicules qui traversent le test ne s'ouvrent pas à la surface par des pores, et aboutissent seulement dans les canaux tubulaires longitudinaux qui, par suite, ne s'ouvrent pas à l'extérieur.

Tantôt les losanges occupent, dans leur ensemble, toute l'éten-

due des plaques (*Caryocrinus*), tantôt ils ne s'étendent pas jusque vers la partie centrale (*Echinoencrinus*). Enfin dans quelques cas les deux moitiés d'un même losange pectiné sont isolées par un intervalle où les canaux paraissent interrompus; la forme de chaque partie de la figure devient alors ovale; les losanges deviennent alors très peu nombreux (4 chez *Callocystites*, 3 chez *Lepadocrinus*) (fig. 73).

On s'accorde en général à considérer les canaux du test des Cystidés comme correspondant à des organes de respiration, et Billings les a appelés *hydrospires*, pensant qu'ils devaient servir à l'introduction de l'eau dans un système aquifère contenu dans le corps de l'animal. Mais si l'existence d'une couche externe continue est confirmée, cette interprétation ne serait plus possible. On ne pourrait alors pas admettre davantage que ces orifices aient dû laisser passer des pieds ambulacraires analogues à ceux des Astéries ou des Oursins. Barrande a vu dans plusieurs cas que la cuticule en question formait un revêtement continu en avant des petites cavités ovales ou des sillons allongés qui contiennent chaque paire de pores : par là serait constitué une sorte de réservoir où circulerait le sang venu de l'intérieur, qui serait ainsi séparé de l'eau ambiante par une fine membrane (?).

Hydrophore palmé. — Barrande a décrit sous le nom d'*Hydrophore palmé* un appareil nouveau et très curieux (fig. 68). Il est composé de canaux ramifiés, situés à la face interne du test : 5 troncs principaux rayonnent à partir de la bouche, chacun d'eux se subdivise en 5 à 6 branches qui se terminent par un double tubercule. La difficulté extrême de l'observation n'a permis de retrouver cet appareil que dans trois genres (*Pyrocystites*, *Aristocystites*, *Craterina*). Il paraît tout à fait évident que cet appareil est destiné à l'introduction de l'eau dans l'intérieur de l'animal. C'est le rudiment des hydrospires que nous retrouverons plus développé chez les Blastoïdes.

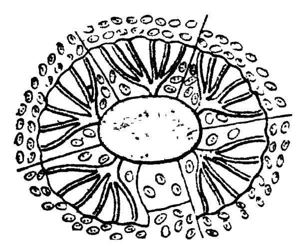


Fig. 68. — Hydrophore palmé d'*Aristocystites* (Barrande).

§ 2. Classification.

La classification naturelle des Cystidés est encore à faire. Tout groupement fondé sur l'un des caractères de structure ou de morphologie a l'inconvénient de rapprocher des formes très différentes sous les autres aspects. Volborth et Forbes se sont fondés principalement sur la disposition des plaques et des sillons ambulacraires, tandis que J. Müller, s'appuyant sur la structure du test, a divisé les Cystidés en *Aporitidés*, *Diploporitidés* et *Rhombifères;* Barrande s'appuie sur le nombre des ouvertures, sans d'ailleurs attacher d'importance à tout système de classification.

Beaucoup de formes considérées habituellement comme Cystidés présen-

ent des affinités évidentes avec des classes diverses d'Échinodermes. Nous en renvoyons l'étude après l'examen de ces diverses classes. Il nous reste le groupe des *Eucystidés*, où nous décrirons simplement les divers types en commençant par les plus simples.

1re FAMILLE. — ARISTOCYSTIDÉS.

Plaques irrégulières, disposées sans ordre ; pas de bras ni de sillons ambulacraires. Division du test en 3 couches nettement visibles ; pores disséminés sur toute la surface.

Aristocystites Barr. (fig. 69). Pores très nombreux et larges, 4 ouvertures au calice. *Craterina* Barr. et *Pyrocystites* Barr. ont 3 ouvertures; ces trois genres ont des hydrophores palmés. Chez *Deutocystites* Barr. les pores sont très fins et pas toujours visibles ; les plaques ont une tendance à se bomber et à prendre une forme elliptique. La troisième ouverture est en forme de trèfle.

Fig. 69. — *Aristocystites Bohemicus* Barr. (Cambrien de Bohême). — *a*, anus ; *b*, bouche (un peu en arrière de la figure). — *c*, *d*, ouvertures supplémentaires.

Le genre *Fungocystites* Barr., où les pores restent disséminés, montre l'apparition de 5 sillons ambulacraires étroits; mais il n'y a pas de bras libres.

Tous ces genres proviennent du Silurien de la Bohême.

Sphæronites Hisinger (fig. 70, C) et *Holocystites* Hall (fig. 70, A) diffèrent des genres précédents en ce que les pores sont géminés. Nous avons vu que ce caractère commençait à être indiqué chez *Aristocystites subcylindricus*, où les pores sont réunis par un faible sillon en fer à cheval.

Sphæronites (*S. pomum* His., fig. 70, C) est une forme globuleuse, à petites plaquettes, tandis que *Holocystites* Hall. (fig. 70, A) est allongé, et formé de plaquettes assez grandes, irrégulières de forme, mais disposées en séries transversales (Silurien).

2e FAMILLE. — ÉCHINOSPHÆRITIDÉS.

Formes globuleuses, à plaques nombreuses pourvues de losanges pectinés. 3 ouvertures. Au voisinage immédiat de la bouche sont les bras, qui dans *Echinosphærites aurantium*

sont extrêmement réduits, et sont au nombre de 2 à 4 (fig. 66). Tout une série d'espèces du Silurien de Bohême mène à *E. infaustus* Barr., où ces bras sont extrêmement allongés (10 cent.) et au nombre de 3, et que Neumayr considère comme devant former un genre spécial (*Arachnocystites*). La tige subit des variations de grandeur du même ordre.

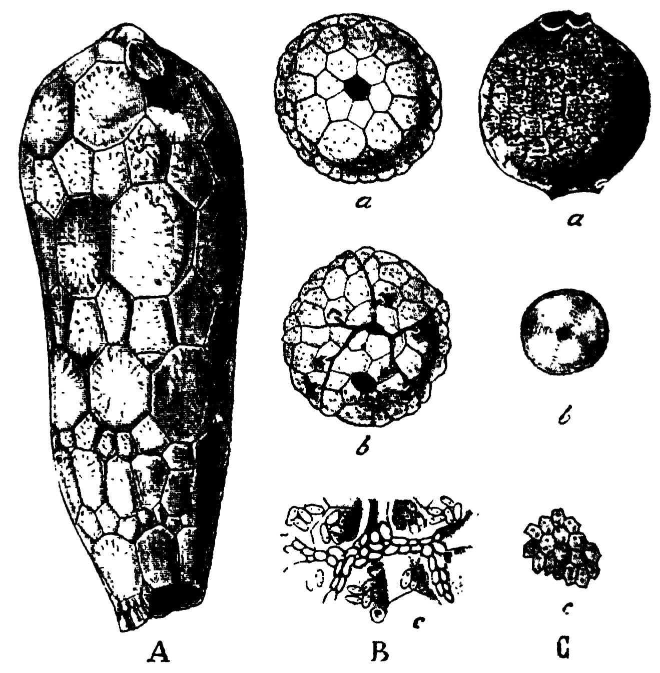


Fig. 70. — *Sphæronitidés et Glyptosphæritidés.* — A, *Holocystites alternatus* (Hall). — B, *Protocrinus oviformis.* — *a*, face dorsale, au centre la place de l'insertion de la tige; *b*, face ventrale montrant les canaux ambulacraires rayonnant autour de la bouche; vers le bas, l'anus; *c*, plaquettes des canaux ambulacraires et pores géminés. — C, *Sphæronites pomum.* — *a*, vu de côté; *b*, article de la tige; *c*, pores géminés (Hall).

Caryocystites v. Buch a aussi des bras rudimentaires. Il est remarquable par la grandeur de ses plaques.

Rhombifera Bar., dont les ouvertures et les bras sont inconnus, est remarquable par sa forme de pyramide triangulaire supportée au bout d'une tige. Chacune des faces latérales porte 2 losanges de pores, et ne se laisse pas décomposer en plaques distinctes.

3e famille. — Glyptosphæritidés.

Formes globuleuses, à pores géminés. Les bras, grêles et courts,

en nombre variable, sont portés à l'extrémité de sillons bifurqués longs et étroits.

Protocrinus Eichw. (fig. 70, B), *Glyptosphærites* G. Müll. (fig. 71) : Ramifications des sillons en zigzag. — *Ascocystites*

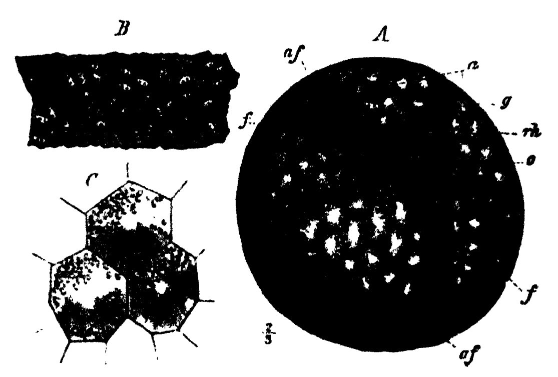


Fig. 71. — *Glyptosphærites Leuchtenbergi* Volb. Ordovicien, Saint-Pétersbourg. — A, Individu vu par la face orale. — *a*, anus ; *af*, sillons ambulacraires ; *f* facettes servant d'insertion aux pinnules *i* ; *g*, orifice genital (?) ; *o*, bouche ; *rh*, plaque rhombique : B, C, plaques grossies, montrant la disposition des pores gemines (Volborth).

Barr. Chaque sillon se divise en 3 branches; il devait y avoir 27 bras. — *Proteocystites* Barr. Les sillons se bifurquent tout près de la bouche.

4ᵉ FAMILLE. — CARYOCRINIDÉS.

Les plaques sont grandes, peu nombreuses, de formes régulières et disposées suivant des cycles où se manifeste une certaine tendance à la symétrie. Ce caractère était déjà indiqué chez *Caryocystites* et *Holocystites*.

Le calice de *Caryocrinus* Say (fig. 72) se compose de 4 basales, puis viennent 2 cycles respectivement de 6 et de 8 plaques, la face ventrale est occupée par une voûte formée de 6 plaques dont 1 centrale, et par la pyramide anale. L'ensemble présente nettement la symétrie bilaté-

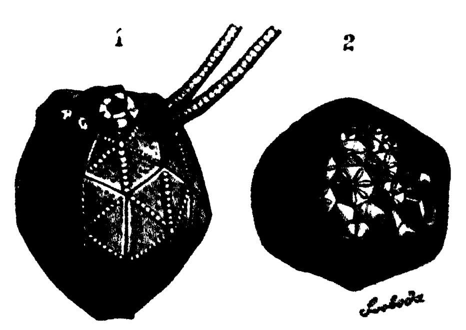


Fig. 72. — *Caryocrinus ornatus* Say (Silurien supérieur, New-York). — 1, vu de côté ; 2, face ventrale, les bras enlevées (Hall).

rale. Cette symétrie ne se retrouve pas dans les bras qui entourent la voûte, et sont au nombre de 6, 9 ou 13 : ils sont longs, grêles, à une seule rangée d'articles creusés d'un sillon ambulacraire. Les plaques présentent des losanges pectinés.

Chez *Echinoencrinus* V. Meyer, la disposition pentamérale s'accentue, car il existe 3 zones de 5 plaques en plus du cycle des 4 basales. Ces plaques sont, il est vrai, inégales et disposées sans symétrie. Il n'y a plus que 3 losanges de pores ; très petits bras à une seule rangée de plaquettes tout auprès de la bouche.

Chez *Mespilocystites* Barr. ce sont les bras qui deviennent au nombre de 5, tandis que les plaques qui surmontent les basales n'ont pas de tendance à la symétrie rayonnée.

5e FAMILLE. — CALLOCYSTIDÉS.

Callocystites Hall. et *Lepadocrinus* Conr. (fig. 73) présentent entre eux les mêmes relations que les précédents, dont ils dif-

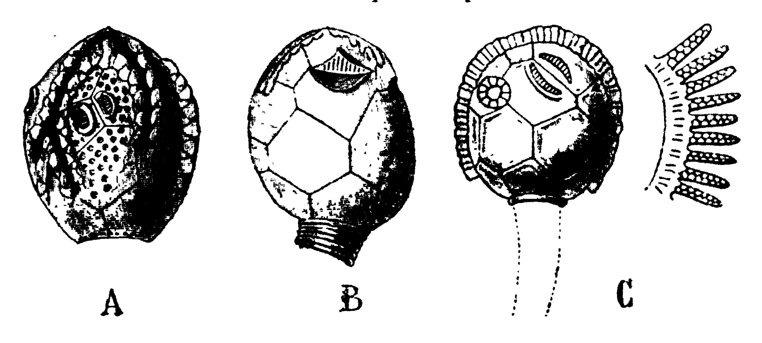


Fig. 73. — Callocystidés. — A, *Callocystites Jeweti* Hall. — B, *Lepadocrinus Gettardi* Hall. — C, *Pseudocrinus bifasciatus* Hall. — Individu entier et fragment de bras avec ses pinnules (Silurien de New-York) (Hall.).
(Les figures montrent les losanges porifères divisés en deux parties.)

fèrent par le fait que les bras sont remplacés par des sillons ambulacraires bien développés, bordés de 2 rangées de plaques, qui portent les pinnules. Les losanges de pores sont formés de deux moitiés isolés, situées en regard sur 2 plaques voisines. Il y en a 4 chez *Apiocystites* Forbes et *Callocystites*, 3 chez *Lepadocrinus* Conr. où le nombre des plaques tombe à 5 pour chaque rangée autre que la base. Enfin *Pseudocrinus* Pearce en a 2 ou 4 suivant les espèces.

6e FAMILLE. — PLEUROCYSTIDÉS.

Un groupe de Cystidés très intéressant et tout à fait spécial

est composé de formes aplaties dont les deux faces ne sont pas semblables (fig. 74); tel est *Trochocystites* Barr. (Cambrien), qui, d'après Barrande, aurait dans le jeune âge une face composée de plaques larges et peu nombreuses, et l'autre formée de très petites plaques. Les 2 faces sont semblables, le contour est formé de grandes plaques, l'intérieur de petites; toutes sont poreuses. 3 ouvertures au sommet. La même disposition est permanente chez *Pleurocystites* Bill. (*A*) (Billings), et *Dendrocystites* Barr. (*B*) est une forme bizarre terminée par un gros bras unique pris par Barrande pour une sorte de trompe.

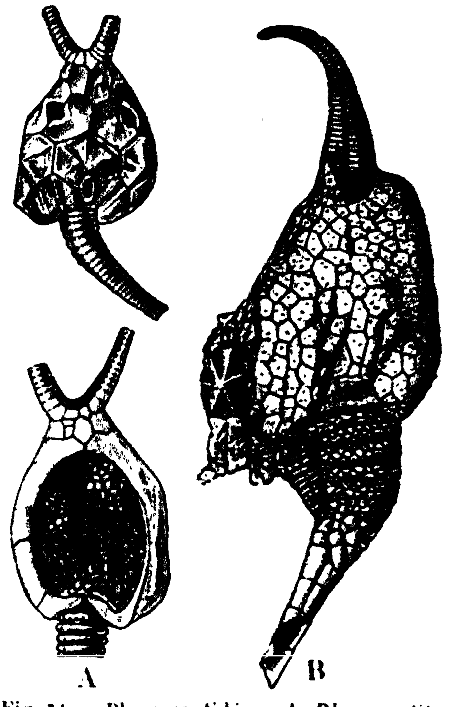


Fig. 74. — Pleurocystidés. — A, *Pleurocystites squamosus* Bill. Ordovicien. — B, *Dendrocystites Sedwicki* Barr. Cambrien.

Ces formes sont extrêmement anciennes : *Trochocystites*, par exemple, se trouve dans le Cambrien à *Paradoxides* de Bohême. On s'est demandé par suite si l'on n'était pas en présence de la forme ancestrale des Échinodermes. En tout cas se sont celles qui s'éloignent le plus des formes normales du groupe, mais leur détermination comme Cystidés n'est pas douteuse, à cause des caractères de transition.

§ 3. Répartition des Cystidés.

Les Cystidés apparaissent dans le Cambrien, ce sont donc les plus anciens des Échinodermes. On les trouve à ce niveau, en Bohême (7 espèces), en Angleterre (1), en Espagne (1), et en Amérique (1 espèce). Ces formes primordiales ont pour nous un grand intérêt, mais elles montrent que le groupe a déjà subi une certaine évolution. Nous trouvons en effet des formes aplaties dépourvues de bras comme *Trochocystites*, des formes globu-

leuses, où le nombre des bras atteint 9 ou 13 (*Anthocystites*), et enfin d'autres insuffisamment connues (*Protocystites* Salt., *Eocystites* Bill).

Les formes dépourvues de bras libres, mais à sillons ambulacraires, font jusqu'ici complètement défaut. Elles sont au contraire abondantes dans le Silurien moyen et supérieur.

Les formes à pores géminés et à losanges porifères ont apparu après celles où les pores sont disséminés sur toute la surface.

L'origine des Cystidés est tout à fait inconnue. Il est encore par trop hypothétique de les considérer, comme on l'a fait quelquefois, comme dérivés de formes siluriennes de nature tout à fait problématique, comme *Cyclocrinus, Pasceolus*, qui se composent d'un test subsphérique, formé de plaques irrégulières, sans appendices ni ornements d'aucune sorte.

En revanche, il est permis de considérer les Cystidés comme la souche commune dont sont issues toutes les autres classes d'Échinodermes. Nous verrons, à propos de ces dernières, quels sont les termes de passage dont l'existence milite en faveur de cette opinion.

Les Cystidés sont abondants principalement dans le Silurien. Dans le Dévonien existent seulement quelques formes.

2e Classe. — BLASTOÏDES.

Echinodermes fixés à symétrie pentaradiée parfaite, dont le calice présente 3 cycles de 5 plaques. Les 5 plaques du second cycle sont profondément bifurquées et embrassent chacune l'extrémité d'une zone pseudo-ambulacraire pétaloïde qui porte des pinnules. Pas de bras.

En Europe, les Blastoïdes se rencontrent exceptionnellement. Ils sont au contraire très abondants en Amérique depuis le Silurien supérieur jusqu'à la fin de la période Carbonifère. Leur excellent état de conservation a permis à Römer (1852), à Billings (1869-70), Meek et Worthen (1873), et surtout à Etheridge et Carpenter (1) (1882-86), d'en faire une étude approfondie.

§ 1. Organisation.

Pièces du calice. — Le calice des Blastoïdes présente pres-

(1) Etheridge et Carpenter. *On certain points in the morphol. of the Blastoidea* (Ann. Mag. nat. Hist., 1882-1886). — *Catalogue of the Blastoidea of the British Museum*. 1886.

que constamment la symétrie pentaradiée (fig. 75, A, B) : les pièces qui le composent sont disposées avec la plus grande régularité. On trouve d'abord 3 pièces *basales* (*b*), dont l'une, losangique, est plus petite que les 2 autres. Celles-ci proviennent vraisemblablement de la soudure de 2 plaques semblables à cette plaque impaire, de sorte que la disposition quinaire se retrouve

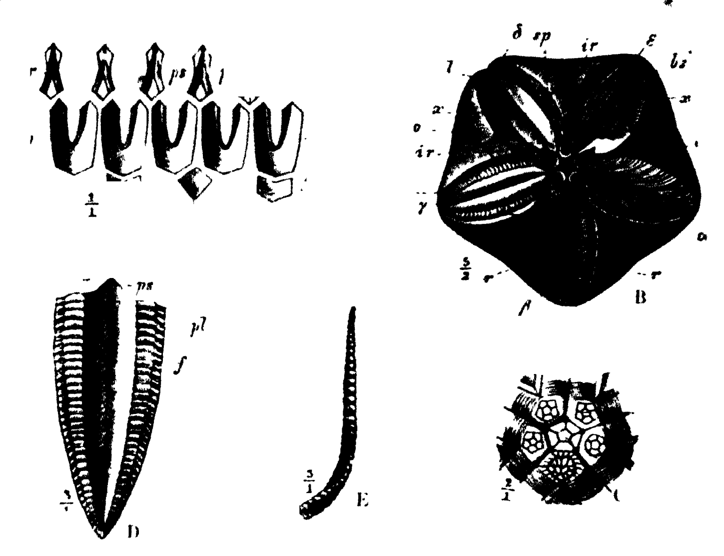


Fig. 75. — Organisation des Blastoïdes. — A, B, *Pentremites Godoni* Defr. — C, *P. conoideus* Hall. — D, E, *P. sulcatus*, Römer (calcaire carbonifère) (Römer).

A, pièces dissociées du calice. — B, calice où l'on a enlevé successivement les pièces des ambulacres depuis α jusqu'en ε. — C, partie centrale du calice montrant les plaquettes de recouvrement des orifices (schématisées). — D, pièce en lancette, avec les pièces latérales *pl*. — *f*, sillon. — E, pinnule isolée.

Lettres communes : *b*, basales ; *r*, radiales ; *ir*, interradiales (deltoïdes) : *ps*, zones pseudo-ambulacraires ; *c*, bouche ; *c'* plaque orale centrale : *o*, spiracles ; *o'* leurs opercules ; *l*, pièce en lancette ; *pl*, pièces latérales avec leurs parois ; *bd*, *bs*, hydrospires.

dans ce premier cycle. Sur cette base s'appuient 5 pièces *radiales* (*r*), profondément échancrées, qui sont les plus développées du calice. Elles reçoivent dans leur intervalle 5 plaques plus petites (*deltoïdes* ou *interradiales*) (*i*, *r*), qui forment le troisième cycle. Les variations de ces pièces donnent un aspect spécial aux divers genres de Blastoïdes.

Entre les deltoïdes s'étendent les aires *ambulacraires* ou *radius* (*ps*), qui se prolongent dans l'échancrure plus ou moins pro-

fonde des pièces radiales. La bouche est *subtegminale*, c'est-à-dire est surmontée d'un opercule (C, c'); mais cette production, peu consistante, est rarement conservée (Etheridge et Carpenter).

Les aires ambulacraires partent du centre de la face supérieure, où se trouve la bouche; elles sont pétaliformes ou triangulaires, parfois étroites et presque linéaires (*Eleacrinus*), et s'étendent plus ou moins loin sur le calice. Leur structure est compliquée (B). Chacune des aires présente une grande pièce longitudinale, finement striée dans le sens transversal (B, β), et s'étendant d'une extrémité à l'autre : c'est la pièce *en lancette*. Elle n'occupe pas toute la largeur de l'aire, mais elle laisse voir de chaque côté, surtout quand elle est usée, des pièces beaucoup plus petites, (γc) posées de champ sur deux rangées et accolées comme des briques. Ces pièces (pièces *latérales* ou *poreuses*, D, *pl.*) font une bordure à la pièce en lancette et l'unissent aux grandes pièces calicinales (radiales et deltoïdes) qui limitent l'aire ambulacraire. Ces pièces présentent une série de fines échancrures où sont reçues les pièces latérales δ. Dans les genres à ambulacres très étroits, les pièces latérales passent par-dessus la pièce en lancette qu'elles recouvrent plus ou moins.

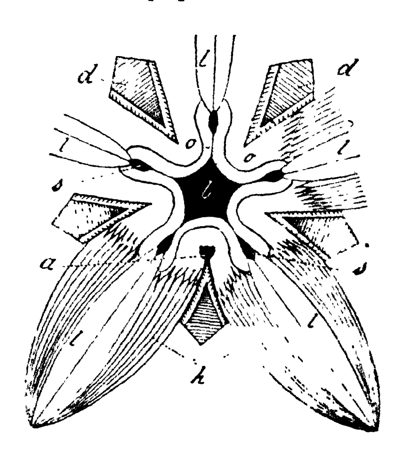


Fig. 76. — Schéma de la face orale d'un Blastoïde. — *l*, lancette inférieure; *d*, deltoïdes ; *b*, bouche; *s*, spiracle ; *h*, canaux hydrophores; *a*, anus ; *o*, paroi des spiracles (WACHSMUTH et SPRINGER).

Vers leur point de soudure avec les radiales, les pièces latérales sont légèrement échancrées, de manière à ménager entre elles un *pore*. Il existe ainsi une double rangée de pores, qu'on voit toujours, même si la pièce en lancette est conservée, puisque celle-ci ne s'étend pas sur toute la largeur de l'aire.

Dans la partie voisine de la bouche, la pièce en lancette est doublée en dedans par une autre pièce médiane (*lancette inférieure*) parfois beaucoup plus courte (*Pentremites*).

A sa face inférieure, la pièce en lancette présente une forte carène; la pièce lancette inférieure, qui est aussi carénée, se dispose en avant de cette crête et lui fait suite (fig. 77, B, *li*).

Dans quelques individus remarquablement conservés, on a vu

encore une double rangée longitudinale de pièces alternant d'un côté à l'autre et recouvrant la zone médiane de la pièce en lancette, de sorte que le sillon visible généralement le long de la ligne médiane de cette pièce, n'est en réalité que le fond d'un canal ambulacraire clos. Ces plaques sont en continuité avec celles qui recouvrent la bouche.

Appareil hydrophore. — Chacun des pores des aires ambula-

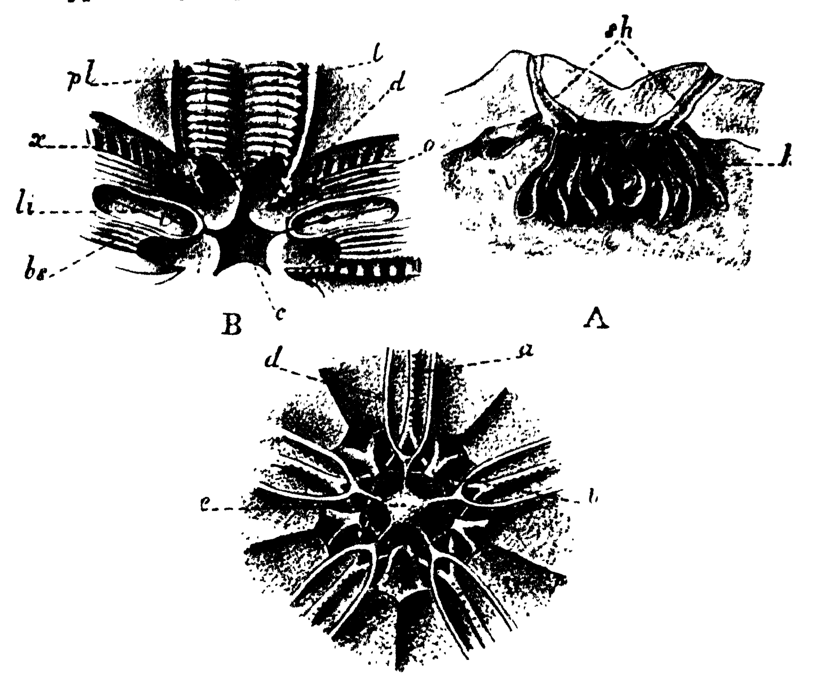


Fig. 77. — Appareil hydrophore des Blastoïdes. — A, *Pentremites sulcatus*. Coupe transversale montrant les hydrospires et le sinus hydrophore (*s*). — B, *Pentremites pyriformis*. — C, moule siliceux de *Granatocrinus Norwoodi* (ETHERIDGE et CARPENTER).

a, canal de la pièce en lancette, s'ouvrant dans l'anneau ambulacraire; *b*, terminaison des sinus hydrophores; *bs*, bourrelets séparant les hydrospires; *c*, bouche; *d*, canaux de nature problématique; *h*, hydrospires; *l*, pièce en lancette; *li*, lancette inférieure; *o*, spiracle; *pl*, pièces latérales; *sh*, sinus hydrophore; *x*, pores.

craires donne accès dans un canal oblique à la surface, qui intéresse non seulement deux plaques latérales voisines, mais aussi le bord de la pièce calicinale adjacente, où il détermine une petite gouttière s'enfonçant dans la profondeur (fig. 77, B, *x*). Tous ces canaux aboutissent à un vaste sinus, sous-jacent aux pièces de

l'aire ambulacraire et creusé dans la pièce radiale et la pièce deltoïde (fig. 77, A, sh). Sous chacune des moitiés de cette aire existe un faisceau de tubes longitudinaux, s'étendant sur toute la longueur de l'aire. Etheridge et Carpenter ont montré qu'il s'agissait de tubes distincts, lamellaires, dilatés en général à leur partie distale dans la profondeur de la cavité générale de l'animal (fig. 77, h). Chacun de ces tubes s'ouvre par une longue fente dans le sinus sous-ambulacraire. On appelle ces tubes *hydrospires*, et on les considère comme constituant un appareil aquifère. Il ne faut pas les confondre avec les canaux qui portent le même nom chez les Cystidés et qui ne leur sont nullement homologues. Lorsqu'on a enlevé toutes les pièces sus-jacentes, on voit au fond du sinus, dans certains genres, des bourrelets saillants (fig. 75, B, ε). Ce ne sont que les intervalles entre les fentes qui constituent l'ouverture des tubes hydrospires. Le nombre de ces canaux varie de 2 à 10 ; pour un même côté, il est en moyenne de 5 à 6.

Au sommet du calice, les deux sinus où débouchent tous les canaux des deux moitiés adjacentes de deux aires voisines viennent converger vers une large ouverture (*spiracle*) située à l'extrémité de la pièce deltoïde. Les cinq ouvertures en question entourent la bouche, ces orifices sont clos par des pièces calcaires rarement conservées (fig. 75, C). Ils ne sont pas simples comme ils le paraissent au premier abord ; quatre d'entre eux sont divisés en deux moitiés par une cloison verticale, simple prolongement de la pièce deltoïde (fig. 77, B, *d*) et chaque moitié correspond aux canaux des aires ambulacraires voisines ; le cinquième est plus large chez *Pentremites*, il est divisé en trois parties. Deux de ces parties appartiennent à l'appareil hydrophore; la troisième doit probablement jouer le rôle d'anus.

Le rôle aquifère de tout l'appareil canaliculaire n'est pas douteux; mais l'on peut se demander aussi si les pores circumbuccaux ne servent pas aussi d'orifices génitaux.

La disposition des spiracles n'est pas toujours identique à celle que nous venons de décrire pour le genre *Pentremites*. Chez *Troostocrinus*, *Elæacrinus*, il existe 10 spiracles distincts. Chez les *Granatocrinidés*, il y en a 5, mais ils sont percés dans l'épaisseur des deltoïdes. Chez *Acentrotremites*, ils abandonnent la région orale et viennent s'ouvrir à la jonction des deltoïdes et des radiales.

Etheridge et Carpenter ont découvert de plus, sur un moule siliceux de *Granatocrinus*, des canaux, situés par paires sous les zones ambulacraires, et débouchant par 5 troncs dans la bouche.

Leur rôle et leur homologie sont tout à fait problématiques (fig. 77, C, *d*).

Enfin on a constaté dans toute la longueur de la pièce en lancette un canal médian qui s'ouvre dans un canal circulaire entourant la bouche. Il devait loger un vaisseau et peut-être un nerf (fig. 77, C, *a*).

Dans quelques individus remarquablement conservés, on a pu voir que les plaques latérales portent de longues pinnules, formées d'articles juxtaposés, et tout à fait analogues à celles qui existent chez les Crinoïdes. Ces pinnules forment des faisceaux qui recouvrent complètement les aires ambulacraires et débordent même au delà du sommet. Ces pinnules devraient

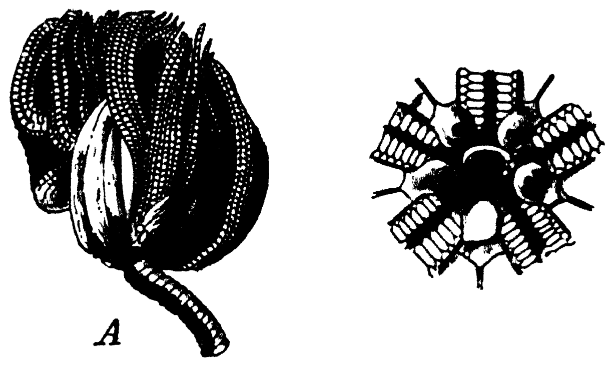


Fig. 78. — *Granatocrinus Norwoodi* Y. et Shum. — A, individu entier avec les pinnules. — B, région orale, montrant l'opercule buccal, une plaque anale et les hydrospires (MEEK et WORTHEN).

probablement exister partout; mais leur fragilité explique pourquoi on n'a pu les observer jusqu'ici que sur quelques échantillons de *Pentremites*, de *Granatocrinus* et d'*Orophocrinus* (fig. 75, A, *a* et E; fig. 78, A).

Tige. — Les Blastoïdes étaient des animaux fixés. On a rarement trouvé des échantillons avec leur tige (Ex. *Granatocrinus Norwoodi*, fig. 78); mais presque toujours, au centre de la partie basilaire existe une plaque arrondie qui devait donner insertion à la tige; on trouve d'ailleurs beaucoup d'articles de tige isolés de la même grandeur dans le voisinage des calices. Wachsmuth a vu un exemplaire de *Pentremites* pourvu d'une tige terminée par des rhizoïdes. Plusieurs genres (*Eleutherocrinus*, *Pentephyllum*, *Astrocrinus*) semblent en être dépourvus à l'état adulte.

§ 2. Classification.

Les Blastoïdes proprement dits ne comprennent actuellement que dix-huit genres. Le plus important d'entre eux, *Pentremites*, est, il est vrai, représenté par un nombre considérable d'espèces. C'est à lui principalement que se rapporte la description précédente.

Malgré l'homogénéité de la classe entière, définie par la disposition constante des plaques du calice et la structure des hydrospires, les variations sont cependant assez étendues pour nécessiter la création de familles distinctes. Etheridge et Carpenter ont présenté, en 1887, une classification rationnelle que nous résumons ici.

1er Ordre. — BLASTOIDES RÉGULIERS.

Formes pédonculées, où la symétrie pentaradiée est réalisée dans toutes les parties (sauf en ce qui concerne les pièces basales et la position de l'anus).

Les Pentrémitidés, caractérisés par leur base allongée, la présence de 5 spiracles et la largeur des ambulacres, comprennent les genres *Pentremites* Say, *Pentremitidea* d'Orb. et *Mesoblastus* Eth. et Carp.

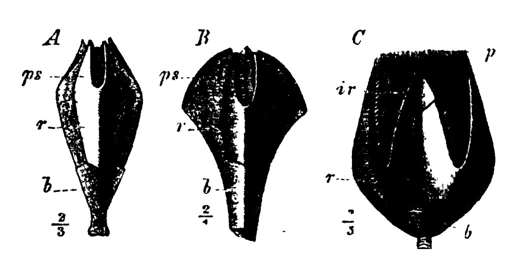


Fig. 79. — *Blastoïdes réguliers* — A, *Troostcrinus Reinwardtii* Troost. Bohémien. — B, *Pentatremitidea Efeliensis* Röm. Dévonien moyen. — C, *Pentremites sulcatus* Röm. Carb. inférieur; *b*, basales; *ir*, interradiale; *r*, radiales; *ps*, aires pseudo-ambulacraires; *p*, pinnules.

Les Troostoblastidés ont les ambulacres très étroits, les plaques deltoïdes très réduites et les spiracles au nombre de 10. — Genres *Troostocrinus* Shum., *Metablastus* E. et C., *Tricœlocrinus* M. et W.

Chez les Nucléoblastidés, le calice est globulaire ou ovoïde, les ambulacres linéaires, les spiracles doubles. — *Elœacrinus*, Röm., *Schizoblastus* E. et C.

Les Granatoblastidés se distinguent des précédents en ce que les spiracles sont ou bien au nombre de 5, et alors s'ouvrent dans les deltoïdes, ou bien au nombre de 10, et alors forment

des sillons dans leurs angles latéraux. — *Granatocrinus* Troost.

La famille des CODASTÉRIDÉS présente un intérêt spécial. Elle montre, en effet, comment a pu se constituer le type si compliqué des aires ambulacraires des Blastoïdes.

Codaster M'Coy peut être considéré comme le plus simple

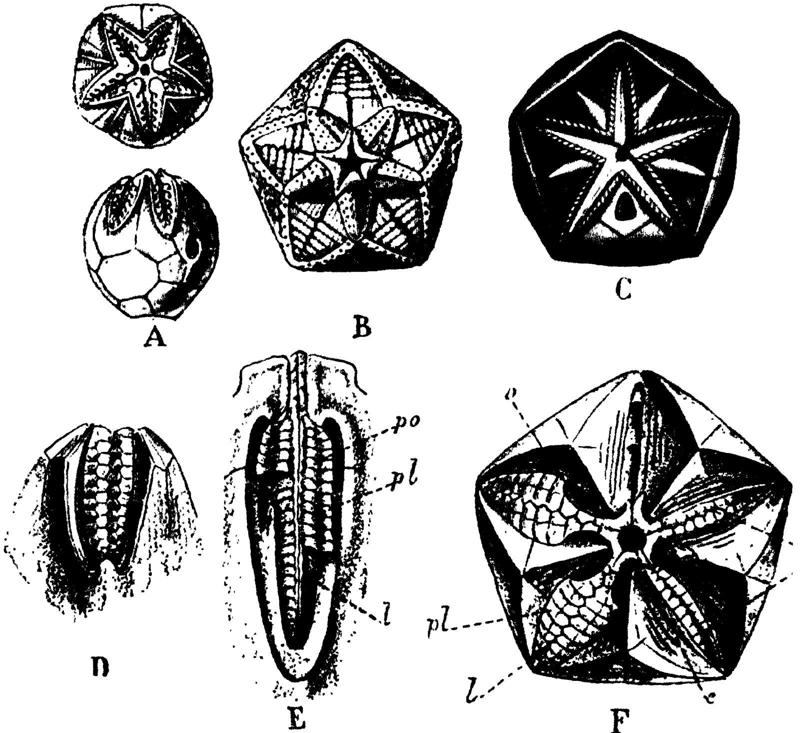


Fig. 80. — *Cystoblastoïdes et Codastéridés*. — A, *Cystoblastus Leuchtembergi* Volb., Silurien. — B, *Asteroblastus stellatus* Eichw. — C, *Codaster acutus*. M'Coy. Calc. carb. — D, *Orophocrinus Puzos* Munst. (ambulacre). — E. *Orophocrinus stelliformis* Y. et Sh.. — F, *Phænoschima acutum* Eth. et C. (A, B, d'aprés VOLBORTH; C, d'aprés RŒMER ; D, E, F, d'aprés ETHERIDGE et CARPENTER).

c, bouche; *l*, lancette: *o*, spiracle; *pl*, plaques latérales; *po*, pores.

des Blastoïdes. De la bouche partent 5 aires ambulacraires très étroites, constituées chacune par une pièce en lancette et de petites pièces latérales : elles échancrent assez profondément les radiales (fig. 80, C).

L'anus s'ouvre largement dans une des pièces deltoïdes. La partie médiane des 4 autres pièces deltoïdes est occupée par une large crête. Les hydrospires sont constitués par des fentes pro-

fondes, disposées parallèlement aux bords des pièces en lancette, et sans communication les unes avec les autres. Il en résulte que les surfaces triangulaires comprises entre les pièces en lancette et les crêtes des deltoïdes, sont fortement cannelées. Chacune de ces fentes intéresse à la fois une deltoïde et une radiale. Cette disposition avait fait comparer l'ensemble de ces hydrospires aux losanges pectinés des Cystidés (Billings). Mais cette assimilation est inexacte : il s'agit ici, non pas de canaux tubulaires creusés dans l'épaisseur des plaques et ouverts par un pore à chaque extrémité, mais de sacs aplatis, saillants dans la cavité générale, et ouverts par une longue fente. On voit que la seule différence qui existe entre *Codaster* et *Pentremites* consiste en ce que, chez le premier, les hydrospires sont à découvert, et s'ouvrent sur une surface plane au lieu de déboucher dans une excavation.

Les diverses espèces des genres *Phænoschisma* Eth. et C., *Cryptoschisma* E. et C., et *Orophocrinus* v. Seebach montrent tous les passages entre les deux types. Déjà, chez *Codaster pyramidatus* et *C. alternatus*, les radiales et les deltoïdes commencent à se creuser en même temps que la pièce en lancette s'élargit. Le processus se continue chez *Phænoschisma*, où une partie des hydrospires est déjà cachée par les pièces ambulacraires, et chez *P. acutum* (fig, 80, F) ils ne sont visibles qu'à leur partie proximale, à travers une fente ménagée entre les pièces latérales et le bord de la deltoïde. Le sinus est bien développé chez *Orophocrinus;* il s'ouvre latéralement par une fente longitudinale très large encore chez *O. verus*, et linéaire chez *O. stelliformis* (fig. 80, E). La partie proximale de cette fente subsiste seule chez *Cryptoschisma*. Enfin, si les pièces latérales viennent au contact des parois du sinus, constituées par le bord de la radiale et de la deltoïde, ces pièces se creusent de petites cavités où sont enchâssées les pièces latérales; la fente qui donne accès dans le sinus est décomposée en une multitude de pores creusés chacun dans une pièce latérale, et le spiracle subsiste, comme orifice de sortie, dans le voisinage de la bouche. Nous avons vu que le processus pouvait aller jusqu'à la fusion de deux spiracles contigus, par réduction de la crête terminale des deltoïdes.

2e Ordre. — BLASTOÏDES IRRÉGULIERS.

Blastoïdes dépourvus de tige, à base dissymétrique ; un des ambulacres et la radiale correspondante sont différenciés.

La symétrie bilatérale est tout à fait exceptionnelle chez les

Blastoïdes. Il est intéressant de constater qu'elle se manifeste chez des types libres à l'état adulte, mais il ne semble pas qu'elle soit liée à une adaptation à la locomotion. Le processus par lequel elle apparaît consiste en une différenciation profonde d'une aire ambulacraire. Chez *Pentephyllum* Haughton, 4 des ambulacres se rapprochent, de sorte que le cinquième est séparé de ses voisins par un espace plus grand que un cinquième de circonférence. Chez *Eleutherocrinus* Shum. et Yand. (fig. 81, A et B) l'un des ambulacres devient beaucoup plus large que les autres, et les deux ambulacres voisins sont presque en ligne droite. Les deux basales correspondant à ces ambulacres sont très allongées et atteignent presque le sommet du calice. Malheureusement, l'anus n'est pas connu; mais si les inductions d'Etheridge et Carpenter sont exactes, il ne serait pas dans le plan de symétrie ainsi déterminé.

La différenciation s'accuse encore davantage chez *Astrocrinus*

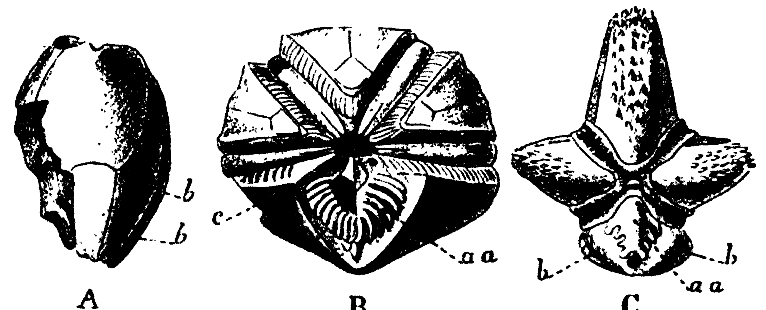


Fig. 81. — *Astrocrinides*. — A, B, *Eleutherocrinus Cassedayi* E. et C. (vu de côté et par la face ventrale). — C, *Astrocrinus Benniei* E. et C, (Etheridge et Carpenter) *aa*, ambulacre impair, *b*, basales, *c*, bouche.

Austin (fig. 81, C). Ici l'ambulacre impair est très réduit : il échancre à peine la radiale correspondante, qui est bordée par les deux grandes basales. Les autres ambulacres sont linéaires, disposés à angle droit, et séparent des zones interradiales très saillantes, portant des tubercules où devaient s'insérer de fines épines.

§ 3. Distribution des Blastoïdes.

Les Blastoïdes les plus anciens aujourd'hui connus (*Codaster*, *Troostocrinus*) datent du Silurien supérieur. Ces genres passent dans le Dévonien, où apparaissent aussi *Pentremitidea*, *Elæacrinus*, *Eleutherocrinus*. Tous les autres genres datent du Carbonifère; c'est à cette époque que le groupe est le plus abondant,

surtout en Amérique. Aucun genre ne passe du Dévonien au Carbonifère. Les Blastoïdes disparaissent avant le Permien.

§ 4. Formes de transition des Cystidés aux Blastoïdes.

Cystoblastoïdes.

Dans toute la classe des Échinodermes, les Blastoïdes n'ont de rapports étroits qu'avec les Cystidés : on croyait même, avant qu'il fût démontré par Etheridge et Carpenter que *Codaster* est définitivement un Blastoïde, que ces rapports étaient plus marqués qu'on ne doit l'admettre aujourd'hui. Néanmoins, ils peuvent se soutenir assez facilement.

Les caractères distinctifs des Blastoïdes apparaissent isolément chez un certain nombre de Cystidés typiques. Ainsi, nous avons vu que chez les Callocystidés les losanges pectinés sont peu nombreux et de petites dimensions. Cette réduction se manifeste précisément dans des types où les plaques tendent à se disposer en cycles alternatifs. De plus, les ambulacres, relativement larges, ne sont pas très différents par leur structure de ceux de *Codaster*, et sont même au nombre de 5 chez *Callocystites*.

Les hydrospires des Blastoïdes semblent être des productions tout à fait différentes des losanges pectinés des Cystidés, et consistent, comme on l'a vu, en tubes sacciformes ouverts à l'extérieur dans toute leur longueur par une rainure. Or, ce caractère a été signalé chez les Cystidés, dans le genre *Glyptocystites* Bill., qui présente d'autre part un arrangement très net de plaques en cycles, et une tendance à la symétrie pentaradiée. Les deux derniers cycles correspondent manifestement aux radiales et aux deltoïdes des Blastoïdes. Ce type est cependant bien encore un Cystidé, car il existe un cycle de plaques de plus que chez les Blastoïdes. De plus, des losanges de pores se voient sur les basales, d'autres stries de même nature se voient sur les radiales et les interradiales. Ces deux genres sont du Silurien de Saint-Pétersbourg.

Blastoïdocrinus Bill. est considéré par Etheridge et Carpenter comme étant probablement un Blastoïde. Les aires ambulacraires, étroites, sont séparées par des interradiales triangulaires dont la suture avec les radiales bifurquées est dirigée tangentiellement. Ordovicien.

Stephanocrinus Conrad est un autre type de position systématique douteuse, qui présente aussi des caractères intermédiaires,

mais à des titres tout différents. Le type géométrique du Blastoïde est constitué : il existe 5 radiales très profondément bifurquées, qui forment 5 pointes saillants sur le reste du calice, et 5 deltoïdes formant une pyramide orale. Les 5 zones ambulacraires sont très peu développées, et les plaquettes qui les bordent, au nombre de 2 seulement par ambulacre, ne portent pas de pores. Elles sont garnies de fines pinnules. Bohémien. New-York.

Les genres les plus voisins des Blastoïdes sont *Cystoblastus* et *Asteroblastus*, qui sont encore de véritables Cystidés, mais qui présentent déjà la symétrie pentaradiée très nette, les 5 sillons ambulacraires, très réguliers sont reçus dans des pièces radiales bifurquées qui annonçent celles des Blastoïdes. Les bords de ces sillons portent des pinnules. *Asteroblastus* Eichw. (fig. 80, B) présente 5 interradiales qui forment la partie centrale du calice, et arrivent aux angles de la bouche. Avec ces plaques alternent les champs ambulacraires, très larges et formés de deux rangées de plaquettes allongées. Celles-ci sont échancrées à leur bord, de manière à ménager des pores qui rappellent tout à fait ceux des pièces latérales des Blastoïdes. Les pinnules s'insèrent sur la bande en forme d'étoile à 5 branches, qui borde l'ensemble des ambulacres et des interradiales. Le reste du calice se compose d'un grand nombre de pièces disposées sans ordre, percées de pores géminés, et de 5 basales.

Le système se régularise chez *Cystoblastus* Volborth (fig. 80, A), où le calice se compose d'un cycle de 4 basales, puis de 5 interradiales et de 5 radiales bifurquées qui reçoivent les aires ambulacraires, et enfin de 4 interradiales arrivant jusqu'à l'angle de deux ambulacres voisins. L'interradiale de ce cycle manque dans un des interradius, comme on le voit sur la figure (fig. 80, A). C'est surtout l'absence d'hydrospires qui fait hésiter à considérer ce type aberrant comme un véritable Blastoïde.

On voit que le passage des Cystidés aux Blastoïdes se fait par des types aberrants à la fois par rapport aux uns et aux autres, et qu'on ne peut, par suite, considérer comme représentant exactement les formes intermédiaires. Néanmoins, ces genres présentent des caractères synthétiques tels qu'il est impossible de déterminer les limites exactes des deux groupes. On considère ordinairement la présence de pores sur les plaques du calice comme définissant la classe des Cystidés : mais c'est là une pure convention.

On peut considérer, d'après l'ordre d'apparition et d'après les caractères morphologiques, les *Blastoïdes* comme un rameau dé-

taché des Cystidés à l'époque du Silurien supérieur. Le processus par lequel s'est faite cette évolution est nettement indiqué par les exemples qui précèdent. Le type géométrique pentaradié se régularise, et les plaques du calice, réduites à 3 cycles, prennent une situation et une forme fixes. Les pores calicinaux disparaissent et l'appareil hydrophore se constitue par la formation des plis interradiaux qui constituent les hydrospires. Il est à remarquer que le plus ancien Blastoïde est précisément *Codaster*, c'est-à-dire le type le moins spécialisé, celui où les plaques ambulacraires sont encore tout à fait indépendantes de l'appareil hydrophore qui est situé dans les interradius. A partir de cette forme primitive de tout le groupe, l'évolution se produit par un processus très simple, que nous avons indiqué plus haut, et qui a pour résultat le recouvrement des fentes hydrospires par les plaques ambulacraires.

Ce rameau spécialisé des Cystidés s'est éteint sans laisser de descendants, et sans avoir joué un rôle géologique bien important en Europe. En Amérique au contraire, les Blastoïdes sont nombreux, sinon en formes, au moins en individus.

3e Classe. — CRINOIDES (1).

Échinodermes fixés par une longue tige, libres seulement dans quelques cas à l'état adulte, pourvus de bras (radius) hérissés de pinnules où se prolongent les organes reproducteurs. Bouche au centre du calice; anus près de la bouche dans une zone interradiale.

§ 1. Organisation.

Le corps d'un Crinoïde se compose normalement de trois parties: le *calice*, la *tige* et les *bras*. Nous allons étudier le squelette calcaire qui forme le revêtement de chacune de ces trois parties.

Calice. — J.-S. Miller a démontré le premier en 1821 que les pièces calcaires du calice des divers Crinoïdes pouvaient, au point de vue morphologique, se rapporter à un même type. Il donnait aux divers cycles des noms tirés des pièces du squelette des Vertébrés. La terminologie adoptée est celle de J. Muller [1841] légèrement modifiée.

Le centre du calice est occupé par une plaque *centro-dorsale*

(1) Outre les mémoires d'Angelin, Beyrich, Hall, Loriol, Meek et Worthen, Römer, etc., voir principalement Wachsmuth et Springer, *Revision of the Palæocrinoidea*, Proceed. Ac. N. H. Philadelphia (1879-81-89). Voir aussi H. Carpenter, Challenger-Reports.

qui, par sa face inférieure, est en relation avec les pièces de la tige. Il n'est nullement prouvé, comme nous le verrons plus loin, que cette pièce ait une valeur morphologique constante dans toute la série.

Les pièces qui entourent la plaque centro-dorsale peuvent se disposer suivant deux types distincts, irréductibles l'un à l'autre.

Dans l'un de ces types, dit *monocyclique* (fig. 82, B), le premier cycle est formé de 5 plaques *basales* alternant avec les bras. Le second cycle comprend 5 pièces *radiales* alternant avec les précédentes, et servant de support aux pièces des bras. Les plaques des bras s'appellent *brachiales*. Dans l'intervalle des



Fig. 82. — Diagrammes montrant la disposition des plaques dans les deux types fondamentaux de Crinoïdes. — A, *Barycrinus* (dicyclique). — B, *Heterocrinus* (monocyclique). — *c*, plaque centro-dorsale ; *r*, radiales ; *ira*, interradiales anales ; *br*, brachiales (Wachsmuth et Springer).

bras existent parfois un ou plusieurs cycles de plaques (*interradiales*) particulièrement nombreuses dans l'interradius qui contient l'anus (*anales*).

Dans le second type, dit *dicyclique*, il y a deux cycles de pièces entre la centro-dorsale et les radiales.

Les pièces du premier cycle, dites *sous-basales* ou *infra-basales*, sont disposées dans les radius ; celles du second cycle, dites *para-basales* ou simplement *basales*, alternent avec les radiales et les infra-basales. Nous verrons plus loin qu'on ne peut considérer les Crinoïdes monocycliques comme dérivant des dicycliques par simple avortement d'un des cycles. Si, en effet, les infra-basales d'un Crinoïde dicyclique sont rudimentaires ou se soudent à la centro-dorsale, il subsiste néanmoins des caractères qui permettent de maintenir la distinction avec les monocycliques.

Telle est la constitution du calice simple et complet d'un Cri-

noïde théorique. Ce type se modifie par la réduction de certaines pièces, réduction pouvant aller jusqu'à l'avortement complet: (ainsi le nombre des pièces basales peut descendre jusqu'à 4, 3 ou 2); plus fréquemment par le dédoublement de certains cycles. Lorsque plusieurs rangées de plaques se suivent sans alternance, il est facile de constater qu'elles sont de même nature; c'est ce qui arrive notamment pour les pièces radiales. On a ainsi des cycles superposés de *radiales primaires*. Les radiales peuvent aussi se dédoubler dans les sens transversal. On appelle *distichales* ou *radiales secondaires* les pièces qui résultent du dédoublement, et *radiales axillaires* les radiales sur lesquelles s'appuient les distichales.

La distinction entre les radiales et les brachiales n'a rien de fondamental. Wachsmuth et Springer ont observé, en effet, que des plaques, dans le jeune âge, étaient libres et portaient des pinnules; elles perdaient ensuite ces appendices et étaient incorporees dans le calice. Nous suivrons la nomenclature de D. P. Œhlert, et nous compterons les brachiales à partir du point où les bras deviennent libres.

Les interradiales n'existent pas chez les Crinoïdes actuels : elles se présentent toujours chez les fossiles, mais fréquemment celles de l'*interradius anal* existent seules, ou bien sont plus nombreuses et plus développées que celles des autres interradius ; elles peuvent même arriver à reproduire l'apparence des plaques d'un radius. Il résulte de la differenciation de cet interradius anal que le calice présente la symétrie bilatérale. Mais néanmoins, dans le type général du Crinoïdes, ce qui reste prépondérant c'est la répétition autour du centre des parties susceptibles de se multiplier. Les interradiales peuvent se dédoubler dans le sens tangentiel : leur nombre et leur arrangement présentent de grandes variations.

Bras. — Le squelette des bras se compose de pièces alignées en série. Ces pièces peuvent être sur une seule rangée (*Cyathocrinus*, *Apiocrinus*, *Pentacrinus*), ou bien sur deux rangées, les plaques alternant d'un côté à l'autre (*Scaphiocrinus*, *Eucalyptocrinus*, etc.). Un cas de transition est fourni par les formes où les pièces, disposées sur une seule rangée, sont alternativement épaissies et amincies sur chaque côté. Dans certains genres (*Platycrinus*), les bras sont d'abord à une seule rangee, puis à deux rangées. Les bras sont rarement simples; le plus souvent ils sont bifurqués au moins une fois (*Eucalyptocrinus*, *Encrinus*, etc.), et fréquemment ils offrent un très grand nombre de ramifications (*Pentacrinus*, *Rhizocrinus*, etc.). Parfois les bras sont réunis entre eux sur une certaine longueur par des pièces *inter-*

brachiales petites, écailleuses, qui ne sont pas solidement unies entre elles, et qu'on ne peut considérer comme faisant partie du calice (fig. 83). Dans ce cas, il peut être difficile d'apprécier exactement où finit le calice et où commencent les bras.

Les bras portent souvent des *pinnules*, petits appendices creux qui chez les Crinoïdes vivants contiennent les parties périphériques et fertiles des glandes génitales (fig. 90 et 91). Quand ces appendices font défaut (*Cyathocrinidés* et autres familles paléozoïques), la face supérieure des bras est recouverte d'un appareil de protection spécial formé de très petites plaquettes disposées sur 2 ou 3 rangées. Dans ce cas, on peut parfois observer une cloison longitudinale séparant en deux canaux la cavité du bras; le canal supérieur (ou ventral) est en continuité avec les canaux ambulacraires du calice.

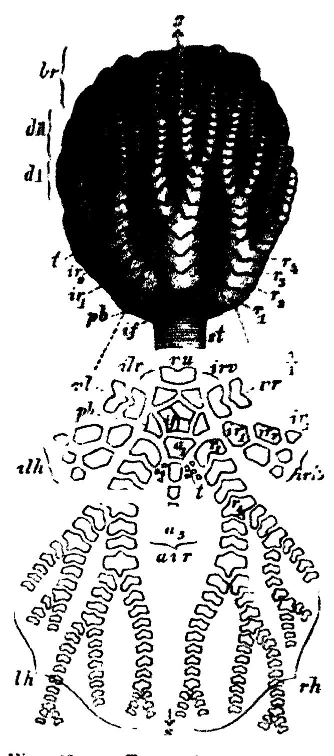


Fig. 83. — *Taxocrinus multibrachiatus* Ly. et Cass., Carbonifère inférieur, Indiana. — *st*, tige; *if*, infrabasales; *pb*, parabasales; r_1 — r_4, radiales; a_1 — a_3, plaques anales de l'interradius anal *air*; *t*, petites plaques interradiales; ir_1 — ir_3, interradiales; *di*, *dii*, distichales; *br*, partie libre des bras; *ss*, plan de symétrie; *r*, droit; *l*, gauche; *v*, antérieur; *h*, postérieur; *u* impair.

Tige. — La tige des Crinoïdes est en général très longue; elle se compose d'articles tantôt égaux, tantôt d'épaisseur variable suivant une loi régulière. Sa section est le plus souvent circulaire, parfois elliptique (*Poteriocrinus*) ou quadrangulaire. Dans les Pentacrines seulement elle est pentagonale, et peut prendre la forme d'une fleur à 5 pétales aigus. L'articulation des segments de tige se fait tantôt par des surfaces lisses, tantôt par des cannelures rayonnantes, qui chez les Pentacrines peuvent former des figures compliquées. Il peut arriver que la tige soit pentagonale près du calice, et circulaire à son extrémité (*Diamenocrinus*, Œhlert).

La tige peut se terminer à son extrémité inférieure par une simple pointe, et s'enfonce alors dans le sol (fig. 84); mais elle

peut aussi se diviser en un grand nombre de ramifications (*racines* ou mieux *rhizoïdes*), qui fixent l'animal au roc comme des crampons (*Rhizocrinus*, *Apiocrinus*, *Eucalyptocrinus*).

La tige présente parfois (*Pentacrinus*) des appendices indivis ou cirrhes. Elle est presque toujours creusée d'un canal central où se prolonge l'organe interne du calice décrit sous le nom d'*organe dorsal cloisonné* et qui n'est autre chose que le système nerveux central. Dans quelques cas, il y a plusieurs canaux parallèles (*Cupressocrinus*).

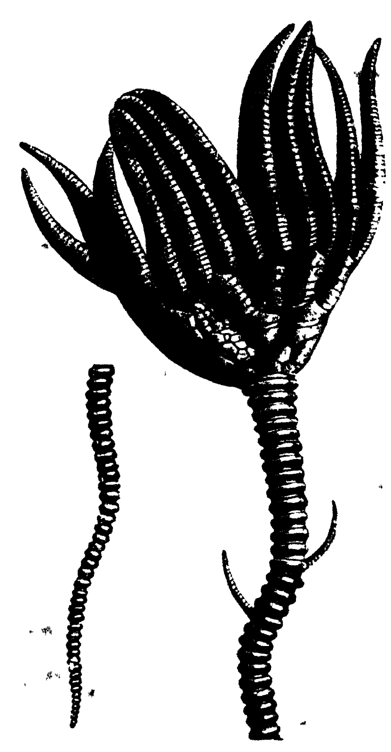


Fig. 84. — *Woodocrinus macrodactylus* Kon. Calc. carb. d'Angleterre (DE KONINCK).

Par exception, certaines formes sont directement fixées par le calice aux corps étrangers (*Holopidés*).

La tige manque dans quelques genres à l'état adulte : c'est le cas de la Comatule commune sur nos côtes. Mais dans le jeune âge, cet animal est fixé par une tige et ressemble tout à fait à une Pentacrine. W. Thomson a montré que la forme décrite sous le nom de *P. Europæus* n'est autre chose qu'une larve de Comatule.

Ce phénomène de réduction de la tige a dû se produire à diverses époques et dans des groupes très distincts. Il se manifeste dans des formes paléozoïques comme *Edriocrinus*, *Agassizocrinus*, *Belemnocrinus*, et chez des formes néozoïques comme *Marsupites*, *Thaumatocrinus*, *Antedon* (*Comatula*), qui sont très éloignées les unes des autres. Dans l'intérieur d'une même espèce (*Millericrinus Pratti*), on a trouvé des individus longuement pédonculés (50mm), dont la tige se termine par une surface arrondie; chez d'autres individus la tige se raccourcit progressivement, au point de n'avoir plus que 3 ou 4 articles.

La tige ne sert pas toujours, à l'état adulte, à la fixation de l'animal au sol. Ainsi, chez *Woodocrinus*, ou elle atteint une très grande longueur, elle

Fig. 85. — *Pentacrinus subangularis* Mill. Lias de
berg). Groupe de 24 individus réduit à 1/15 (

se termine en pointe, et devait probablement s'enfoncer dans le sable ou la vase (fig. 84). D'autres fois, elle peut s'enrouler autour d'un corps étranger, comme c'est le cas chez un assez grand nombre de *Pentacrinus* où des groupes d'individus ont leurs tiges entrelacées, et chez quelques Crinoïdes paléozoïques (*Diamenocrinus*, *Herpetocrinus*). Ce fait, assez rare, ne suppose

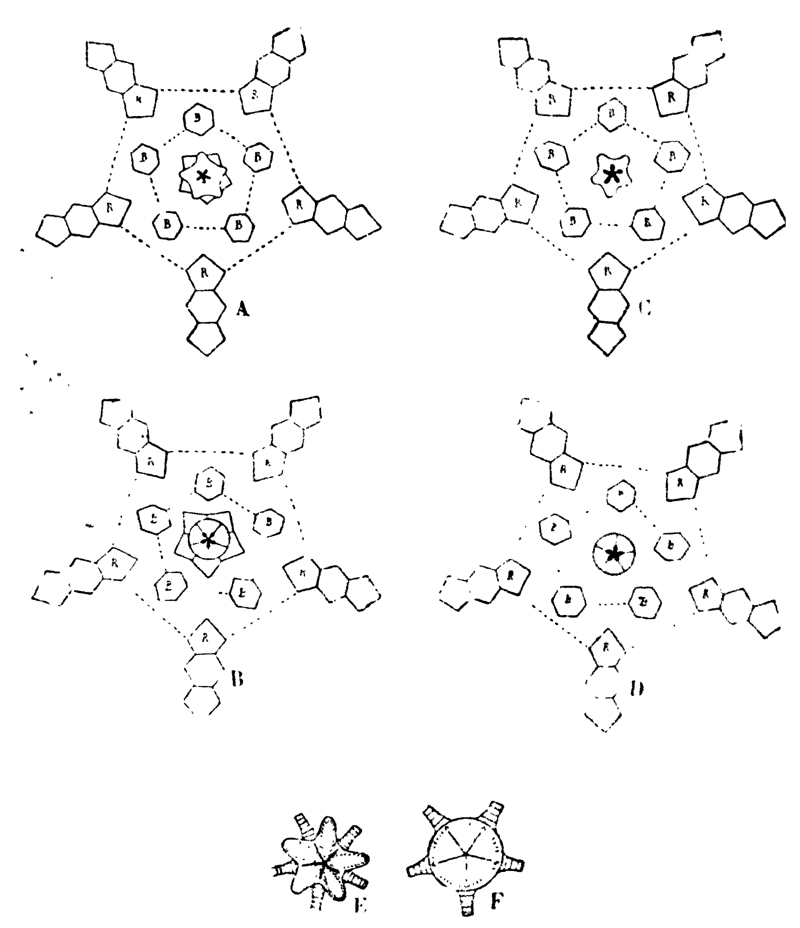


Fig. 86. — Schémas montrant la disposition de la tige chez les Crinoïdes dicycliques ou monocycliques. — A, B, formes dicycliques. — C, D, formes monocycliques. — E, F, disposition des cirres sur la tige (D. P. Œhlert).

pas que la tige soit très flexible : les articles qui la composent se développent plus d'un côté que de l'autre et deviennent cunéiformes.

Orientation de la tige par rapport aux pièces du calice (1). — L'étude de la forme et de la disposition de la tige ont permis à Wachsmuth et Springer d'établir une règle très importante pour la détermination des pièces du

(1) D. P. Œhlert, *Description de deux Crinoïdes nouveaux du Dévonien de la Manche*. Bull. Soc. géol., 3e série, XIX, 1891.

calice. Les choses se passent comme si un article de tige était formé de 5 pièces soudées, et très fréquemment l'on retrouve, même sur les tiges circulaires, les traces de ces soudures. Si les plaques sont pentagonales, les angles saillants alternent avec les sutures qui sont souvent visibles. Or les pièces du calice, à partir des radiales, alternent régulièrement d'un cycle à l'autre, de manière que les pièces de 2 cycles voisins ne soient jamais superposées. Si cette loi s'applique aussi aux pièces de la tige, elle permettra de reconnaître si la base est dicyclique ou monocyclique. Les infrabasales sont souvent très petites, et cachées par la tige : dans ce cas, la disposition de la tige par rapport aux autres cycles permettra néanmoins de prévoir leur existence. En effet, lorsqu'il existe des infrabasales, les pièces de la tige doivent alterner avec elles ; par suite, elles sont dans le même secteur que les parabasales, et alternent avec les radiales ; s'il n'existe pas d'infrabasales, les pièces de la tige sont dirigées suivant les radius.

Lorsqu'il existe des cirrhes, ils s'implantent toujours dans les angles rentrants de la tige, ou suivant les lignes de suture; par suite, les cirrhes sont radiaux si les infrabasales existent, et interradiaux dans le cas contraire.

Guidés par cette règle, Wachsmuth et Springer, puis Loriol et D. P. Œhlert ont retrouvé les infrabasales dans des types où elles avaient échappé jusqu'alors, et la loi ne semble pas souffrir d'exception.

La larve d'*Antedon* apporte même à ces vues une confirmation intéressante. Le calice n'a qu'un cercle de basales à l'état adulte. Or, Bury a retrouvé chez ce Crinoïde, à un stade plus jeune, des infrabasales qui viennent bientôt se souder avec le dernier article de la tige de manière à constituer la plaque centrodorsale. Or, les premiers cirrhes qui apparaissent, au nombre de 5, sont radiaux, ce qui est conforme à la règle indiquée.

Ces remarques permettent d'élucider le problème de la valeur morphologique relative des formes monocycliques et dicycliques. Les deux types sont fondamentalement différents et ne peuvent être ramenés l'un à l'autre, ni en supposant que le cycle des basales des monocycliques peut se dédoubler, ni en admettant que les infrabasales des dicycliques avortent ou viennent se souder à la centrodorsale. Les *basales* des monocycliques sont homologues des *parabasales* des dicycliques, et les infrabasales de ceux-ci, qu'elles soient libres ou soudées à la centrodorsale, sont des pièces additionnelles sans homologues, définissant un type distinct.

Voûte. — La face supérieure ou orale du calice porte toujours la bouche à son centre et l'anus dans un interradius. Les pièces qui la composent constituent la *voûte* et présentent des variations importantes (fig. 87).

1° Le type le plus simple est réalisé chez *Coccocrinus*, du Dévonien (fig. 87, B). La bouche est entourée de cinq grandes plaques interradiales (*plaques orales*, *p*) qui s'étendent jusqu'aux bras. La suture de ces plaques est creusée en gouttière pour loger les sillons ambulacraires. Elles s'adaptent à un cycle externe de cinq autres pièces interradiales.

2° Ce sont les genres récents qui se rapprochent le plus de ce type simple. Chez *Rhizocrinus* (actuel), chacune des plaques orales ne va pas jusqu'aux bras, et la région annulaire restante est remplie de granulations calcaires. *Hyocrinus* et *Holopus* présentent à cette même place une multitude de plaquettes (*interpalmaires*) qui rejoignent les plaques du calice. Les autres genres actuels ne possèdent pas ces plaques orales à l'état adulte. Mais dans la larve pentacrinoïde d'*Antedon* (fig. 87, A), on retrouve la disposition permanente chez *Rhizocrinus*, mais les plaques orales sont très petites. Plus tard elles disparaissent et ne sont plus présentées que par des concrétions disséminées dans la membrane cutanée.

Dans d'autres genres actuels ou fossiles, la réduction ne va pas si loin,

mais les plaques *orales* font défaut. Chez un petit nombre de Pentacrines (*P. Briareus*) existent un grand nombre de plaquettes soudées en une couverture solide, tandis que dans la plupart des Pentacrines ces plaquettes ne sont pas intimement soudées : la bouche est toujours centrale et il existe cinq sillons ambulacraires ouverts (fig. 98, B).

3° Pour comprendre les dispositions plus compliquées qui existent chez les Crinoïdes paléozoïques, il faut revenir à des formes voisines de *Coccocrinus* (1). *Haplocrinus* (Dévonien) présente cinq grandes plaques orales et pas de plaquettes interpalmaires (fig. 87, C) ; mais ici les canaux ambulacraires ont passé par-dessous ainsi que la bouche, qui est couverte par une plaquette centrale.

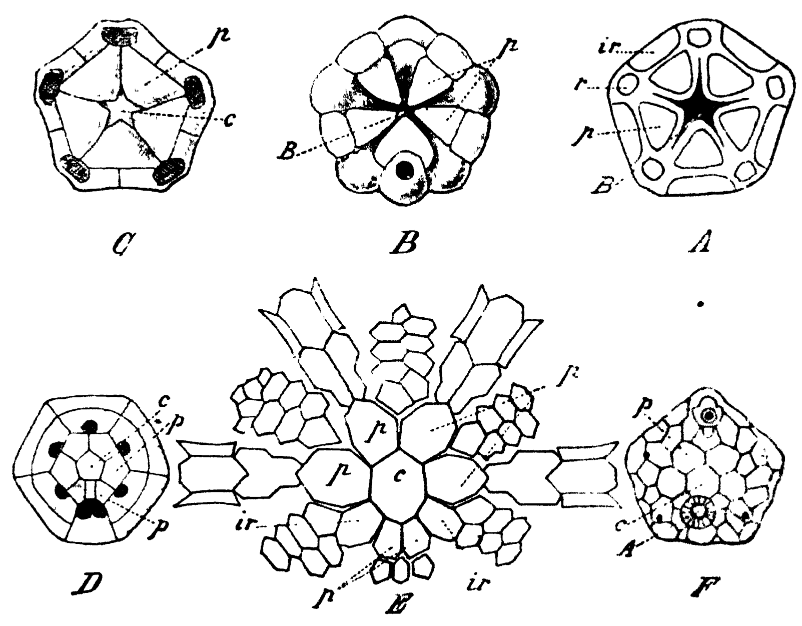


Fig. 87. — Voûte des Crinoïdes. — A, larve d'*Antedon rosacea* Links (schéma). — B, *Coccocrinus rosaceus* Röm. (L. Schultze). — C, *Haplocrinus mespiliformis* (L. Schultze). — D, *Symbathocrinus*. — E, *Platycrinus Halli* W. et Sp. — F, *Platycrinus Burlingtonensis* W. et Sp. (Wachsmuth et Springer). — *c*, plaque centro-orale ; *p*, proximales ou orales ; *ir*, interradiales ; *r*, radiales. — B, bouche. — A, anus.

4° Chez *Symbathocrinus* (D), l'une des orales se dédouble, et entre les deux plaques qui en résultent, se glisse une des pièces de l'interradius anal. Autour de ce premier cycle se trouvent encore dix pièces ou davantage.

5° Le groupe étendu des *Camerata* possède six orales, dont deux petites dans l'interradius anal ; celles-ci peuvent être au contact, ce qui est le cas le plus simple (fig. 87, E), ou bien, comme tout à l'heure, des radiales peuvent se glisser entre elles (*Agaricocrinus*). Chez *Platycrinus Burlingtoniensis* (F), l'interradius anal tout entier avec sa couronne de plaquettes, vient au contact

(1) Pour les homologies, nous suivons dans ce résumé l'ancienne opinion de Carpenter et de Wachsmuth et Springer, qui vient d'être reprise et développée par Neumayr (*die Stämme des Thierreichs*, ch. IV).

de la plaque centrale. Enfin les plaques supplémentaires peuvent devenir tellement nombreuses que les plaques orales et centro-dorsales sont pour ainsi dire noyées au milieu d'elles. C'est ce qui arrive en particulier chez *Melocrinus*. Dans tout ce groupe, la bouche et les ambulacraires sont au-dessous de la voûte.

6° Un type très différent en apparence est réalisé chez les CYATHOCRINIDÉS (fig. 96, 1 et 2). Les cinq orales, soudées au calice sans l'intermédiaire de plaquettes, sont creusées le long de leur soudure de cinq gouttières ambulacraires; par-dessus cet ensemble existe une seconde voûte formée de pièces plus petites qui couvrent la bouche et passent au-dessus des sillons ambulacraires en laissant visible une portion des pièces orales et viennent se relier aux plaquettes qui passent sur les faces ventrales des bras.

Il est curieux de constater que les *Cyathocrinus* présentent à l'état permanent une disposition qui se retrouve, temporaire, chez les Crinoïdes actuels. Chez les jeunes *Pentacrinus* et *Antedon*, les sillons sont bordés de petites plaques, les bords sont mobiles à la volonté de l'animal, et peuvent clore ou ouvrir la gouttière ambulacraire.

7° Cette dernière particularité se retrouve aussi chez les ICHTHYOCRINIDÉS, comme l'ont montré tout récemment Wachsmuth et Springer (1). Sur un exemplaire de *Taxocrinus intermedius*, la face ventrale présente, comme chez les Cyathocrinidés, cinq grandes orales qui portent les sillons ambulacraires qui sont bordés de plaquettes mobiles. La bouche et les sillons ambulacraires sont à découvert, mais tout le reste de la voûte est recouvert par une multitude de plaquettes un peu mobiles qui vont se prolonger entre les bras jusqu'au calice.

8° Ajoutons enfin que chez divers Crinoïdes mésozoïques, que l'on croyait complètement dépourvus de voûte solide, on a récemment découvert des formations operculaires. De Loriol a vu chez *Apiocrinus Royssianus* du Jurassique, Wagner chez un *Encrinus* du Muschelkalk, Beyrich et von Kœnen chez *Pentacrinus Briareus* du Lias anglais, une voûte plus ou moins bombée suivant les genres, et formé d'une grande quantité de pièces calcaires, mal réunies les unes aux autres, et analogues à celles des *Poteriocrinus* paléozoïques. Ce fait rattache les Crinoïdes mésozoïques aux anciens, et les sépare au contraire des formes vivantes.

9° Conclusion. — En s'appuyant sur les données précédentes établies par Wachsmuth et Springer, Neumayr a fait observer que les Crinoïdes pouvaient être répartis, au point de vue de la morphologie de la voûte, en deux grands groupes : chez les uns, la bouche et les sillons ambulacraires sont recouverts par les plaques orales, qui constituent la partie importante et fondamentale du calice. Neumayr propose de réunir toutes ces formes sous le nom d'*HYPASCOCRINOIDES*; ce sont les SPHÆROIDOCRINACÉS et les HAPLOCRINACÉS. Les autres au contraire ont la bouche libre et les sillons ambulacraires creusés à la surface des plaques orales; des plaquettes surnuméraires (marginales) peuvent parfois venir former un revêtement au-dessus de la voûte normale (*ÉPASCOCRINOIDES*). Ce sont les CYATHOCRINACÉS et les PENTACRINACÉS, auxquels il faut ajouter les ICHTHYOCRINACÉS chez lesquels Wachsmuth et Springer ont récemment retrouvé cette même disposition. Dans les Épascocrinoïdes mésozoïques et actuels les plaques orales, bien représentées à l'état embryonnaire, peuvent se résoudre en une foule de plaquettes disséminées ou bien disparaître sans laisser de traces.

Cette classification présente un certain intérêt, mais elle repose sur l'hypothèse, qui n'est pas absolument démontrée, de l'homologie des plaques dites *orales* dans toute la série, qu'elles soient situées au-dessous ou au-dessous des ambulacraires.

Mode d'union des plaques. — Les plaques du calice sont

(1) Wachsmuth et Springer. — *Discovery of the ventral structure of Taxocrinus and Haplocrinus*, etc. (Proc. Acad. nat. sc. Philadelphie, 1888).

plus ou moins fortement unies. Dans quelques formes récentes, elles ne viennent pas au contact et sont reliées par des sortes de ligaments de substance élastique (*Sizygies*, *Pentacrinus*, *Antedon*). Ordinairement elles sont étroitement juxtaposées et n'offrent aucune mobilité. Chez la plupart des Paléozoïques les facettes d'union sont planes. Les formes ainsi constituées étaient jusqu'à ce jour réunies dans une même classe sous le nom de *Tesselés*. Tous les Néozoïques et quelques Paléozoïques ont aussi les facettes latérales d'articulation planes; mais les faces supérieures et inférieures qui unissent les plaques de deux cycles différents, sont cannelées et présentent ainsi des facettes d'articulation solide. Ce caractère n'est pas spécial aux formes des terrains secondaires, tertiaires et aux formes actuelles dont on avait fait l'ordre des Articulés : des formes paléozoïques (*Ichthyocrinidés*) le présentent aussi à un degré plus ou moins prononcé.

Les articles de la tige ont en général des faces planes; elles sont cependant parfois cannelées; dans les deux cas, entre les articles s'intercalent des coussinets élastiques (*Sizygies*). Parfois cependant ils s'articulent directement (*Rhizocrinus*).

Canaux du test. — Beyrich a décrit le premier, chez *Apiocrinus* et *Encrinus*, un système de canaux creusés dans l'épaisseur des plaques. Ces canaux ont été retrouvés dans la plupart des formes vivantes et fossiles, et leur signification morphologique, aujourd'hui bien connue, présente un certain intérêt.

Examinons d'abord les formes *mésozoïques* mentionnées.

La plaque centrodorsale présente souvent une faible excavation à son centre : de cette cavité partent 5 gouttières, qui suivent la ligne médiane des basales; chacune des gouttières pénètre rapidement dans l'épaisseur de la plaque basale, où elle se bifurque. Chaque branche passe alors dans la 1re radiale, et les deux branches adjacentes issues de deux troncs consécutifs se portent l'une vers l'autre; elles ne se réunissent pas directement, mais dans l'intérieur de la 3e radiale, elles sont reliées par des branches transversales et obliques. De plus, le cycle des R_1 est parcouru par un anneau complet qui met en communication les 10 troncs radiaux. Ces derniers se bifurquent à partir des radiales axillaires R_3 et les branches successives continuent leur trajet dans la région dorsale de toutes les ramifications des bras.

Le trajet des canaux est identiquement le même chez les genres cités, ainsi que chez *Eugeniacrinus*, *Plicatocrinus* et tous les Crinoïdes récents. Ces derniers permettent de déterminer nettement quelle est leur signification morphologique.

Chez *Antedon*, à l'état adulte, sur la partie centrale de la plaque centrodorsale est accolé un organe compliqué, appelé *organe cloisonné* (1). La portion axiale est occupée par l'extrémité du stolon génital; tout autour se trouvent 5 chambres qui sont des dépendances de la cavité générale. La partie périphérique forme une étoile à 5 branches, qu'on a décrite longtemps comme ayant une structure fibreuse; E. Perrier lui attribua le rôle de système nerveux. Les 5 branches de cette étoile se prolongent seules dans les canaux que nous avons décrits plus haut, et qui ont chez la Comatule la

(1) Voir pour plus de détails R. Perrier, *Éléments d'Anatomie comparée*, page 305 et figures 175, 177, et pl. I.

même disposition que chez les formes fossiles où ils ont été découverts tout d'abord, à une réserve près : chez *Antedon*, en effet, à l'état adulte, les basales sont très réduites et sont refoulées vers le centre par les radiales ; elles se disposent en rosette au-dessus de l'organe cloisonné, dont la partie axiale traverse cette rosette pour se porter sur la face orale. Par suite, les canaux passent directement de la plaque centrodorsale dans les radiales. Ils sont occupés entièrement par les troncs nerveux en question, qui présentent un cercle d'anastomose dans le cycle R_1 et des chiasmas dans le cycle R_3.

Il résulte de ce qui précède, que *les Crinoïdes mésozoïques avaient un système nerveux dorsal identique à celui des formes actuelles*. Ces dernières ont de plus un anneau circumbuccal et des cercles radiaux et interradiaux, trop réduits pour qu'on puisse espérer en trouver la trace chez les fossiles.

Les inductions relatives au système nerveux des Crinoïdes fossiles peuvent s'étendre même aux formes paléozoïques (Wachsmuth et Springer). Ici, les canaux ne sont jamais complètement fermés. Dans un certain nombre de cas, il existe à la surface interne des plaques du calice, des rainures visibles sur le test lui-même ou sur des moules internes. A l'intérieur, la direction de ces canaux est indiquée par la présence de crêtes saillantes. Ces crêtes existent parfois seules (*Reteocrinus*) ; quand il en existe d'autres, celles dont il s'agit sont les plus saillantes (*Glyptocrinus*, *Diamenocrinus*). Enfin, chez un assez grand nombre de formes paléozoïques on n'a trouvé aucune dépression sur les plaques calicinales.

Ces faits s'expliquent facilement par ce qu'on sait du développement d'*Antedon*. Au moment où les 10 troncs nerveux dorsaux apparaissent, ils sont situés à la face ventrale des plaques encore peu développées. Puis celles-ci se développent en les emprisonnant d'abord dans une gouttière, puis dans un canal fermé. Les Paléocrinoïdes représentent donc, à cet égard encore, un stade embryonnaire des Néocrinoïdes.

Le trajet des sillons nerveux chez les Paléocrinoïdes est le même que chez les formes les plus récentes, lorsque la disposition des plaques concorde également Dans les cas où des interradiales viennent se glisser entre les radiales primaires, ces plaques elles-mêmes pouvaient être pourvues du sillon circulaire qui se retrouve dans toutes les formes (Wachsmuth et Springer, Œhlert).

Développement ontogénique des Crinoïdes. — Le développement ontogénique n'a pu être suivi complètement jusqu'ici que dans un seul type, le genre *Antedon*, la seule forme de Crinoïdes commune sur nos côtes. Mais les résultats acquis sont des plus importants pour l'objet qui nous occupe, et jettent une grande clarté sur l'enchaînement morphologique du groupe entier.

La larve de Comatule est d'abord libre et ciliée. Bien avant qu'elle ne se fixe, elle présente à son intérieur des formations où le calice et la tige sont déjà distincts. Les pièces du calice sont au nombre de 10, et forment un cycle de basales et un cycle d'orales non alternant. Quand la larve se fixe, l'enveloppe ciliée est résorbée, et la bouche s'ouvre au centre des 5 orales. Il apparaît alors 5 pièces radiales alternant avec les basales et les orales, et une pièce égale aux précédents dans l'interradius anal. Bientôt 5 plaques infrabasales, dont l'existence est très courte, apparaissent et viennent se souder de manière à former la plaque centrodorsale.

Au-dessus de chacune des radiales se montrent des groupes de tentacules, semblables à ceux qu'on trouvera plus tard sur les pinnules de l'adulte. Les bras se montrent comme des bourgeons entre la bouche et les radiales. Le nombre de ces dernières pièces augmente, et l'on trouve bientôt 3 rangées de radiales primaires; puis, les bras se développent encore, se bifurquent bientôt et sont soutenus par des radiales secondaires ou distichales. Les cirrhes apparaisseut au nombre de 5 dans les lignes radiales.

C'est à ce moment que le calice atteint son plus haut degré de complication. Dès lors, les pièces orales entrent en régression; l'interradiale anale a disparu, et les infrabasales sont depuis longtemps soudées.

L'adulte est libre, et le calice ne présente plus que 5 basales réduites, soudées en une rosette au-dessus de la plaque centrodorsale, et 3 cycles de 5 radiales dont les dernières sont axillaires.

1° Une première considération, tout à fait évidente, montre que les formes libres à l'état adulte dérivent directement des formes fixées. Cette évolution a dû se produire à diverses époques et aux dépens de types distincts. Les Comatulidés, à l'état jeune, ont exactement la même disposition des pièces que les Pentacrinidés et la filiation des deux familles est établie avec évidence.

2° Une forme de grande profondeur de la famille des Comatulidés, *Thaumacrinus*, présente 5 grandes plaques orales comme un grand nombre de formes paléozoïques. Le développement d'*Antedon* prouve que cette disposition est primitive, et que le stade d'*Antedon*, où ces plaques existent, marque une phase plus reculée que celle qui est realisée dans les familles mésozoïques où elles ont disparu chez l'adulte.

3° Les formes pourvues d'une plaque interradiale anale intercalée entre les radiales, correspondent à un développement phylogénique moins avancé que celles où les interradiales manquent, ce qui est le cas des Néocrinoïdes. Le stade dont il s'agit pour *Antedon*, rappelle un assez grand nombre de Paléocrinoïdes, en particulier *Hexacrinus*. La conclusion s'etend vraisemblablement aussi à ces formes. *Thaumatocrinus*, le seul Neocrinoïde qui ait un cycle de 10 plaques radiales et interradiales, apparait encore comme un type archaïque des plus marqués.

4° On doit être très réservé pour ce qui concerne la question des infrabasales et de la centrodorsale. On ne peut pas conclure, en effet, d'après le développement d'*Antedon*, que les formes monocycliques dérivent des formes dicycliques. La loi de Wachsmuth et Springer, énoncée plus haut, montre bien que les deux types sont irréductibles et que les formes telles qu'*Antedon* ne sont monocycliques qu'en apparence à l'etat adulte. Nous verrons aussi, à la fin du chapitre des Échinodermes, que le problème de la signification morphologique de la centrodorsale n'est pas résolu par les observations relatives à la Comatule.

5° Enfin, nous avons vu précédemment que dans le cours du développement la disposition du système nerveux par rapport aux plaques du calice, reproduisait les stades permanents chez divers Paléocrinoïdes.

Nos connaissances sur le développement ontogénique des autres Crinoïdes sont extrêmement clairsemées. L'observation la plus interessante, due à Wetherby, consiste en ce que chez *Canistrocrinus* (*Glyptocrinus*) *Richardsoni*, les radiales sont d'abord libres et pourvues de pinnules; pendant la croissance du calice, elles sont soudées au calice par l'apparition d'interbrachiales et d'intrabrachiales; elles perdent leurs pinnules et prennent l'aspect de radiales ordinaires, pendant que de nouvelles plaques apparaissent vers le sommet, et portent à leur tour les pinnules. Ce fait interessant prouve que toute distinction entre les radiales et les brachiales est arbitraire, et que ces plaques ne sont pas fondamentalement distinctes.

§ 2. Classification.

Les caractères dont on a tiré parti pour établir les grandes divisions de la classe des Crinoïdes sont :

1° *Le mode d'union des pièces du calice* qui a permis à J. Müller d'établir deux grandes divisions, celles des *Tesselés* et des *Articulés*, correspondant respectivement aux *Paléozoïques* et *Néozoïques;*

2° Les relations de la bouche et de l'appareil ambulacraire,

d'après lesquelles Neumayr distingue les *Épascocrinoïdes* et les *Hypascocrinoïdes;*

3° La *disposition générale des pièces du calice*, qui est en général invoquée pour l'établissement des coupures moins importantes, et qui joue un grand rôle en particulier dans les classifications de Zittel et surtout de Wachsmuth et Springer.

La division classique, due à J. Müller, en Paléozoïques et Néozoïques, ne peut plus guère être acceptée. Il n'est pas douteux que la faune des Crinoïdes ne se soit profondément modifiée à la fin de la période secondaire. Mais les Paléocrinoïdes renferment plusieurs séries distinctes, dont une au moins a plus de ressemblance avec les Néocrinoïdes qu'avec les autres formes paléozoïques. Les caractères autres que le mode d'articulation des pièces, comme le nombre des plaques brachiales, la forme dicyclique ou monocyclique de la base du calice, la présence ou l'absence des interradiales, ne varient pas simultanément quand on passe d'un groupe à l'autre.

Le groupement proposé par Neumayr (voir p. 229) est intéressant en ce qu'il donne une grande importance à l'appareil operculaire négligé jusqu'alors; mais il a l'inconvénient d'établir une coupure un peu artificielle, étant fondé sur le seul fait que les plaques orales se rejoignent ou non par-dessus la bouche et les sillons ambulacraires. Pour ces motifs nous nous en tiendrons à la classification de Wachsmuth et Springer qui nous paraît la plus naturelle, en élevant seulement à l'exemple de Neumayr, au rang d'ordre, le groupe des *Larviformia*. Les cinq ordres sont définis par des caractères multiples; les familles, principalement par la formule des pièces de calice. Enfin ajoutons qu'on s'accorde à mettre à part, dans un ordre spécial des Crinoïdes, le genre aberrant *Saccocoma*.

Pour abréger les définitions, nous emploierons la notation très simple mise en usage par Zittel :

CD = *centrodorsale;*	***O*** = *orales;*
B = *basales;*	***R*** = *radiales;*
IB = *infrabasales;*	***IR*** = *interradiales;*
PB = *parabasales;*	***IRA*** = *interradiales anales;*
D = *distichales;*	***Br*** = *brachiales.*

1er Ordre. — HAPLOCRINACÉS (*INADUNATA LARVIFORMIA*, *pro parte*).

La voûte et le calice se composent chacun d'un petit nombre de plaques immobiles : voûte formée de 5 grandes orales et d'une plaque centrale. Un seul cycle de radiales; les bras sont libres dès leur naissance. Formes paléozoïques.

Il convient de mettre en tête de tout le groupe des Crinoïdes un petit nombre de formes qui conservent à l'état adulte les caractères qui sont réalisés à l'état embryonnaire chez la larve de Comatule : ce sont celles où la voûte se présente avec la plus grande simplicité : elle est formée de 5 orales et d'une plaque cen-

trale. Pas d'***IR***, sauf dans l'interradius anal. Le calice est de petite taille.

Dans la famille des Haplocrinidés dont nous avons étudié plus haut la voûte sont les genres *Coccocrinus* Müll. et *Haplocrinus* Stein. (Dévonien, fig. 87. B et C). Le calice, très petit, se compose de ***5B***, ***5R*** et 3 pièces symétriques placées entre les 2 cycles. Bras extrêmement courts. Les Pisocrinidés ont, au contraire, des bras très grêles formés d'une seule rangée de plaques, qui s'étendent très loin au delà du calice (Silurien, Carbonifère). Les Symbathocrinidés ne renferment que le genre *Symbathocrinus* Phill. dont nous avons décrit plus haut la voûte (fig. 87, D).

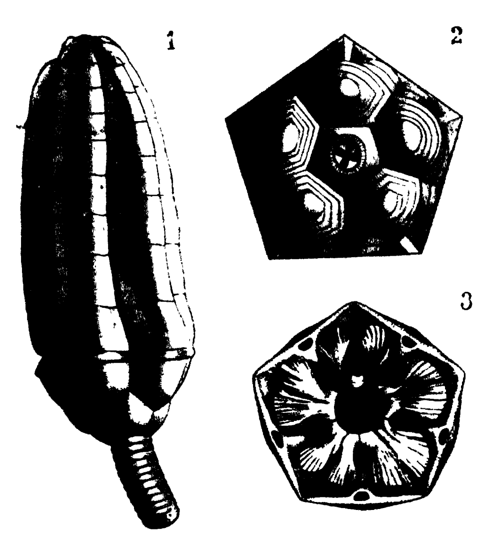


Fig. 88. — Cupressocrinidés. — 1, *Cupressocrinus inflatus* Goldf. — 2, *C. abbreviatus* Goldf., vu par-dessus; les bras sont naturellement en raccourci. — 3, le même, dépourvu de ses bras, montrant l'appareil de consolidation. Dévonien de l'Eifel (L. Schultze).

On est également obligé de constituer une famille spéciale pour le genre *Cupressocrinus* Goldf. (fig. 88) du Dévonien. Cette forme tout à fait isolée, se distingue à première vue par l'aspect des bras qui sont formés par une série unique de plaques énormes, saillantes en leur milieu. Ces bras portent à leur face ventrale 2 rangées de courtes pinnules qui se recourbent vers le plan médian de chaque bras. Quand les bras sont rapprochés, ils forment une pyramide décagonale continue et l'on ne voit pas les pinnules. Le calice, formé d'une plaque ***CD***, de 5 ***BP*** voûtées en dessous, de 5 ***IR***, présente aussi une particularité remarquable. Il est pourvu d'une sorte d'opercule, ou *appareil de consolidation* formé de 5 plaques radiales (plaques musculaires), intimement soudées, et présentant chacune des ornements pétaloïdes saillants. Au centre est la bouche; l'anus s'ouvre entre les 2 plaques postérieures. Chaque plaque est de plus percée d'un trou qui sert au passage de canaux ambulacraires creusés dans l'épaisseur de

chaque série de brachiales. Enfin la tige est aussi percée de 5 canaux.

2e Ordre. — SPHÆROÏDOCRINACÉS (*CAMERATA*).

Voûte formée d'un grand nombre de pièces soudées et immobiles. Calice constitué de la même façon. Ordinairement plusieurs articles des bras sont soudés au calice. Sous la voûte se trouvent une plaque centrale et 6 proximales (IR). *Anus au sommet d'un tube (proboscis) ou bien directement sur le calice. Formes paléozoïques.*

1re FAMILLE. — PLATYCRINIDÉS.

3 B. 5 R. 5 IR. 1 à 5 IRA.

Bras ayant d'abord une rangée d'articles à la base, puis deux rangées.

Platycrinus Mill. (fig. 87, E, F) peut être regardé comme un des Crinoïdes les plus simples et les plus schématiques. La base se compose de 3 plaques formant un pentagone; les 5 grandes radiales portent chacune une brachiale, sur laquelle s'appuient deux bras, qui se bifurquent bientôt. Pyramide anale ou bien très développée ou absente. Silurien, Dévonien, Carbonifère.

Hexacrinus Aust., dont on peut faire le type d'une famille spéciale, est remarquable par le fait que l'interradius anal est très large et vient s'intercaler entre deux radiales, au point d'atteindre le cercle des basales.

Hystricrinus W. et S., est remarquable par la présence de piquants.

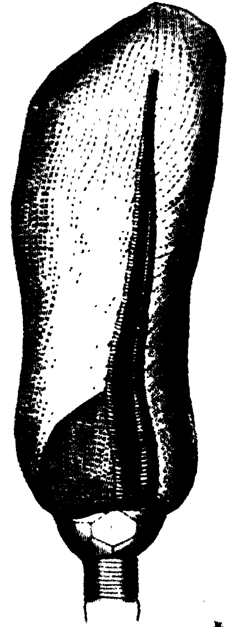


Fig. 89. — *Crotalocrinus pulcher* Hisinger. Bohémien de Gotland (ANGELIN).

2e FAMILLE. — CROTALOCRINIDÉS.

Deux genres tout à fait exceptionnels, *Crotalocrinus* Aust. (fig. 89) et *Enallocrinus* d'Orb. du Silurien supérieur de Gotland et Dudley, ont été récemment (1) rapprochés par Wachsmuth et Springer de la famille précédente, à cause des caractères du calice et de la voûte. Mais les bras présentent une disposition qui ne se retrouve chez aucun autre Crinoïde : chaque bras se

(1) *Proc. Ac. Sc. Philadelphie*, 1888.

divise un certain nombre de fois, mais les rameaux restent soudés par des expansions latérales des plaques, de sorte que chacun forme une feuille qui s'élargit de plus en plus. Ces 5 feuilles s'enroulent les unes sur les autres d'une manière irrégulière, comme les feuilles de certains bourgeons. Dans *Enallocrinus* d'Orb. les extrémités des branches sont libres et bifurquées un très grand nombre de fois.

Ce dernier genre se rapproche d'un des types de la famille des Platycrinidés, le genre *Marsupiocrinus* Phill., qui sert de transition entre les deux familles. C'est par la comparaison des pièces du calice dans les deux groupes que Wachsmuth et Springer sont arrivés à fixer les véritables affinités des *Crotalocrinidés*. Chez ces derniers comme chez *Marsupiocrinus*, la base est dicyclique; il y a plusieurs rangées de radiales, et une large interradiale. La voûte est composé de 4 plaques proximales et d'une centrale, avec des plaques couvrantes. L'anus est au sommet d'un tube.

3e FAMILLE. — BARRANDEOCRINIDÉS.

3 B. 5 × 3 R. p IR.

Famille tout à fait anormale et intéressante composée d'un seul genre, *Barrandeocrinus* Ang. (fig. 90) du Silurien de Gotland. Le calice est peu développé et à peine plus large que la tige. Les 10 bras sont renversés vers le bas et accolés au calice et à la tige. Les pinnules, longues et dressées, sont soudées entre elles et l'ensemble produit l'aspect d'un fruit oviforme à 10 côtes.

4e FAMILLE. — ACTINOCRINIDÉS.

3 B. 5 × 3 R. 1 à 3 zones de D. Nombreuses IR.

Cette famille est la plus importante des Sphæroïdocrinacés, et elle présente le plus haut degré de complication qui soit réalisé chez les Crinoïdes. La diagnose montre le nombre considérable de plaques. L'interradius anal très développé peut pénétrer jusqu'à la base. La voûte présente de nombreuses pièces, dont une centrale et 6 proximales interradiales.

Ordinairement l'anus est au sommet d'une très longue pyramide qui peut être plus étendue que le tube lui-même. Les bras, très courts et nombreux, ne se divisent pas. C'est dans les beaux échantillons d'*Actinocrinus* trouvés dans le Calcaire carbonifère de Burlington (Amérique du Nord) que l'on a bien pu observer l'anatomie des Hypascocrinoïdes. On trouve sous l'opercule et libres dans la cavité du corps, les canaux ambulacraires tapissés de petites plaquettes; les plaques du calice sont doublées à l'in-

térieur d'autres très minces plaques perforées dans presque toute l'étendue du calice et de l'opercule. De plus à l'intérieur du calice existe un organe *plissé*, axial, sensiblement cylindrique, formé d'une lamelle calcaire poreuse enroulée en spirale; vers le bas ce cylindre se rétrécit en un tube plus étroit qui se reporte vers le haut en s'enroulant en spirale autour du cylindre pour aboutir à la voûte. Il est presque évident que ce support calcaire est en relation avec l'estomac, mais il est impossible de préciser quelle peut être sa signification.

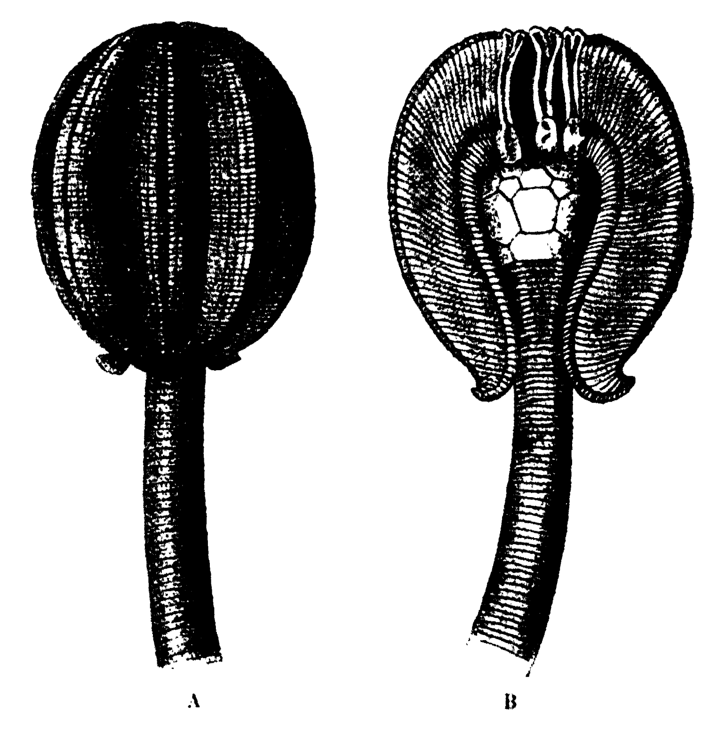


Fig. 90. — *Barrandeocrinus sceptrum* Ang. Bohemien de Gotland. — A, individu complet. — B, le même, deux bras étant enlevés pour laisser voir le calice (ANGELIN).

Actinocrinus Mill. est spécial au Calcaire carbonifère et abondant en Europe et en Amérique.

Chez *Batocrinus* Cassed. la symétrie bilatérale du calice s'accuse plus encore que chez Actinocrinus. Les 5 groupes de bras ne sont pas séparés, de sorte que le corps est entouré d'une ceinture continue de bras.

5e FAMILLE. — MELOCRINIDÉS.

4 B. 5 × 3 R. 2 à 3 Dist. Nombreuses IR.

Cette famille, très voisine de la précédente, s'en distingue en ce que les interradiales ne pénètrent pas jusqu'au contact des premières radiales. Les bras grêles, au nombre de 10 ou

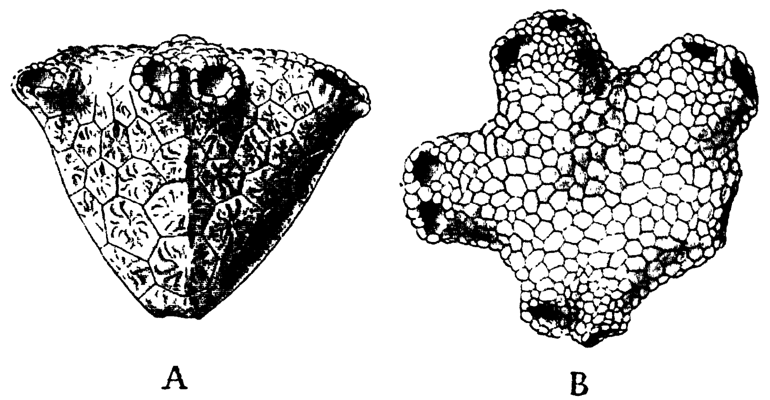


Fig. 91. — *Melocrinus obconicus* Hall. — A, vue latérale. — B, face ventrale (Hall). (La séparation des deux plaques basales visibles en A, a été omise.)

plus, sont remarquables par la longueur extrême des pinnules, toutes dirigées en dedans, *Melocrinus* Goldf., *Scyphocrinus* Zenk., Silurien supérieur et Dévonien (fig. 91).

On place actuellement dans cette famille, le genre *Glyptocrinus* Hall., où les plaques sont ornées de crêtes radiales formant un réseau régulier (Silurien supérieur).

6e FAMILLE. — POLYPELTIDÉS.

Le type le plus intéressant de cette famille, *Spyridiocrinus* Œhl., est remarquable par le nombre énorme des plaques du calice et la symétrie pentaradiale parfaite (fig. 92). La tige s'insère dans une cavité profonde du calice, où les basales et les 5 rangées de radiales très petites sont enfoncées. Tout le reste du calice est composé par 2 rangées de 10 radiales de deuxième ordre, par 3 à 5 rangées de 20 distichales, et par des plaques intermédiaires. Il y a 40 bras plusieurs fois bifurqués et accolés. Dévonien d'Angers (1).

(1) D. P. Œhlert, *Note sur Spyridiocrinus* (*Bull. Soc. géol. de France*, déc. 1890).

7e FAMILLE. — RHODOCRINIDÉS.

5 IB. 5 PB. 5 × 3 R. 1 à 3 zones de Dist. Nombr. IR.

Le calice est remarquable par sa base dicyclique et par le fait que les 5 premières interradiales alternent avec les 5 premières radiales de manière à former un anneau de 10 plaques. La voûte est formée d'innombrables plaquettes.

Rhodocrinus Mill. (fig. 93). Silurien-Carbonifère.

Rhipidocrinus Beyr., remarquable par les ornements réticulés du calice. Dévonien moyen de l'Eifel.

Ici se placent les familles des *Reteocrinidés* et des *Glyptastéridés* voisines de la précédente.

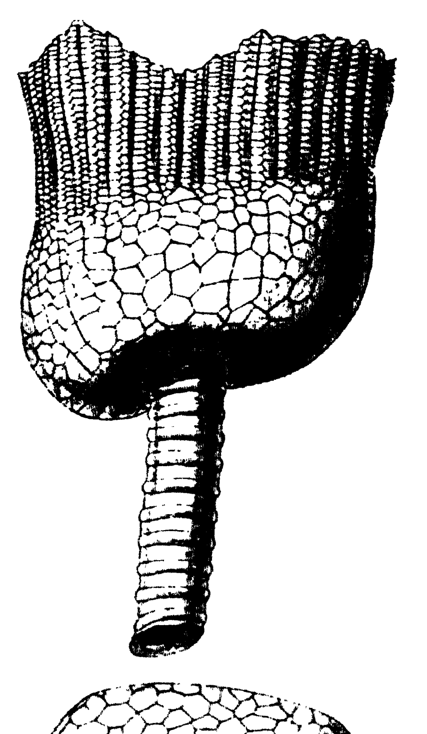


Fig. 92. — *Spyridiocrinus Cheuxi* Œhl. (Dévonien d'Angers). — *r*, radiales ; *ir*, interradiales (D. P. Œhlert).

8e FAMILLE. — CALYPTOCRINIDÉS.

4 B. 5 × 3 R. 5 D. 5 × 3 IR.

Nous arrivons aux formes aberrantes des Sphæroïdocrinacés.

Le calice des trois genres *Eucalyptocrinus* Goldf. (fig. 94), *Hypanthocrinus* Phill., *Callicrinus* d'Orb., a exercé longtemps la sagacité des Paléontologistes.

Tout d'abord le calice se reploie vers le bas de telle sorte que la base est profondément excavée, les basales se trouvant à un niveau plus élevé que les premières radiales. L'opercule est très élevé et se prolonge en forme de tube étroit ou goulot de bouteille, au centre duquel est l'anus. Mais sur cet appareil viennent s'ajouter des plaques tout à fait spéciales. Sur les interradiales et les interradiales se disposent des plaques en forme de feuillets dans des plans verticaux rayonnant autour de l'axe. Ces 10 feuillets sur un de leurs côtés s'ap-

puient sur l'opercule, et s'épaississent à leur partie supérieure de manière à former 10 niches qui ne s'étendent pas jusqu'au

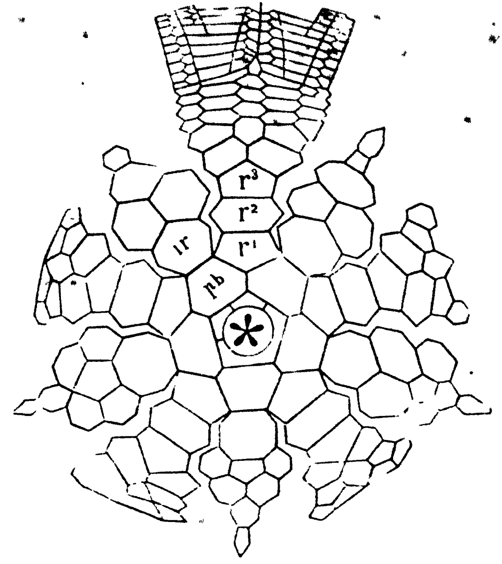


Fig. 93. — Diagramme de *Rhodocrinus* (Schultze).

sommet de l'opercule. C'est dans ces niches que sont logés les bras, au nombre de 20, et soudés 2 par 2.

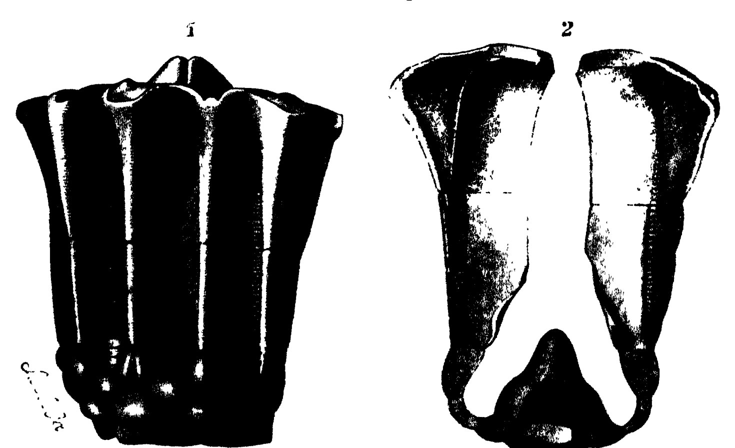


Fig. 94. — *Eucalyptocrinus rosaceus* Goldf. — 1, deux des bras enlevés. — 2, coupe longitudinale du calice. Dévonien de l'Eifel (Schultze).

Les trois genres de cette famille curieuse sont du Silurien supérieur et du Dévonien de l'Eifel.

3e Ordre. — ICHTHYOCRINACÉS (*ARTICULATA*).

Les plaques du calice sont un peu mobiles; elles s'unissent par des articulations et sont reliées par des ligaments. Base dicyclique. Radiales et parfois interradiales nombreuses. Les bras, dépourvus de pinnules, se recourbent au-dessus du calice. Formes paléozoïques.

1re FAMILLE. — ICHTHYOCRINIDÉS.

3 ou 5 IB. 5 PB. 5 R. n IR.

Les types de cette importante famille se reconnaissent souvent à première vue par le nombre très grand des plaques du calice; de plus, les plaques brachiales et radiales ont des bords obliques et souvent, entre deux plaques voisines, s'intercale une plaquette plus petite. Le nombre des interradiales est variable : elles peuvent n'exister que dans l'interradius anal (*Ichthyocrinidés* sens. str.), ou être très nombreuses dans tous les interradius (*Forbesiocrinus* de Kon.).

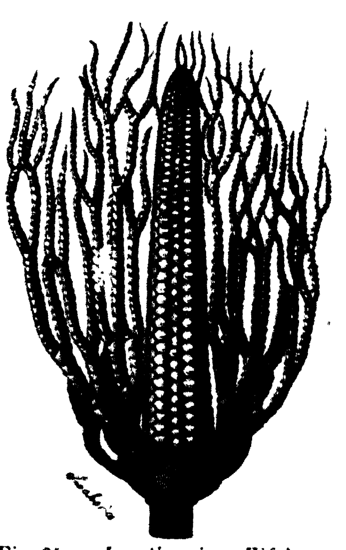


Fig. 95. — *Lecythocrinus Eifelianus* Müll. Dévonien de l'Eifel (L. Schultze).

Les bras longs ou courts, plus ou moins bifurqués, ont une tendance à s'enrouler en dedans et à donner parfois à l'animal la forme d'une boule.

Taxocrinus Forbes. Bras plusieurs fois bifurqués, très volumineux à leur base, séparés par des interradiales semblables à des écailles, se recourbent tous vers le centre de l'opercule (Silurien, Carbonifère) (fig. 83).

Chez *Lecanocrinus* Hall. et *Mespilocrinus* de K., les bras sont soudés sans interradiales, et le calice a la forme d'une nèfle. Les 40 bras très courts de *Icthyocrinus* sont libres.

Lecythocrinus Müll. (fig. 95) présente un contraste curieux entre le développement extrême de la pyramide anale, entourée par les bras très grêles et très ramifiés, et la réduction du calice où les ***IB*** même ne sont pas visibles.

4e Ordre. — CYATHOCRINACÉS (*INADUNATA FISTULOSA*).

Calice formé en général de **2** *cycles de* ***B*** *et de* **1** *cycle de* ***R***. *Voûte formée de 5 grandes orales et de quelques* ***IRA*** *qui peuvent manquer, entre lesquelles sont les ambulacres, recouverts de plaquettes.*

Cet ordre comprend des familles paléozoïques, d'autres mésozoïques, d'autres enfin mésozoïques et actuelles.

La pyramide anale se renfle en un sac ventral, tapissé de plaquettes porifères qui se relient à celles de l'opercule. L'ouverture anale est toujours sur le côté, et non au sommet de cette expansion, dont l'existence est constante dans le groupe, d'après Neumayr.

Wachsmuth et Springer font dériver les Cyathocrinacés de familles très simples et très anciennes où le type Crinoïde se trouve presque réduit au schéma le plus simple. Chez *Hybocrinus* Bill. et *Anomalocrinus* M. et W. (Silurien d'Amérique), on ne trouve que ***5B***, ***5R***, ***1*** ou ***2 IRA***. 5 infrabasales peu développées apparaissent dans *Heterocrinus* Hall. et deviennent égales aux parabasales chez *Erisocrinus* Meek et Worthen. Les bras, dans ces genres, sont longs, grêles et peu divisés. Mais la présence d'un seul cycle de basales et d'une plaque centrale à la voûte chez *Heterocrinus juvenis*, paraît à Neumayr un caractère séparant un peu ces formes des Cyathocrinacés typiques.

1re FAMILLE. — CYATHOCRINIDÉS.

5 PB. 5 IB. 5 R., 1 à 3, IRA. 5 O, *et plaquettes operculaires superficielles.*

Outre la forme spéciale déjà connue de la voûte, l'un des caractères essentiels est la présence d'une interradiale inférieure qui s'est glissée dans le cercle des radiales. Les bras sont dépourvus de pinnules. Genres nombreux, caractérisés par la forme des bras, très ramifiés, la grandeur relative des pièces, etc.

Cyathocrinus Mill. (fig. 96). Très commun du Silurien inférieur au Carbonifère. Bras très longs, très ramifiés, dressés.

2e FAMILLE. — POTÉRIOCRINIDÉS.

5 IB. 5 PB. 5 R., 1 à 5 ou plus. IRA.

Cette famille diffère de la précédente surtout par la présence de trois plaques asymétriques dans l'interradius anal, passant dans le cycle des radiales, et l'existence de longues pinnules aux bras. Les cinq plaques orales n'ont pas été retrouvées, mais on connaît les plaquettes de recou-

vrement. Ce groupe apparaît dans le Silurien et a son maximum dans le Carbonifère.

Poteriocrinus Mill., rare dans le Dévonien, très fréquent dans le Carbonifère. Nombreux sous-genres.

Agassizocrinus Troost (*Astylocrinus* Röm.) est dépourvu de tige, au moins à l'état adulte, car il semble qu'on ait une trace d'insertion d'une tige rudimentaire. Dix bras très simples, à longues pinnules (Carbonifère d'Amérique).

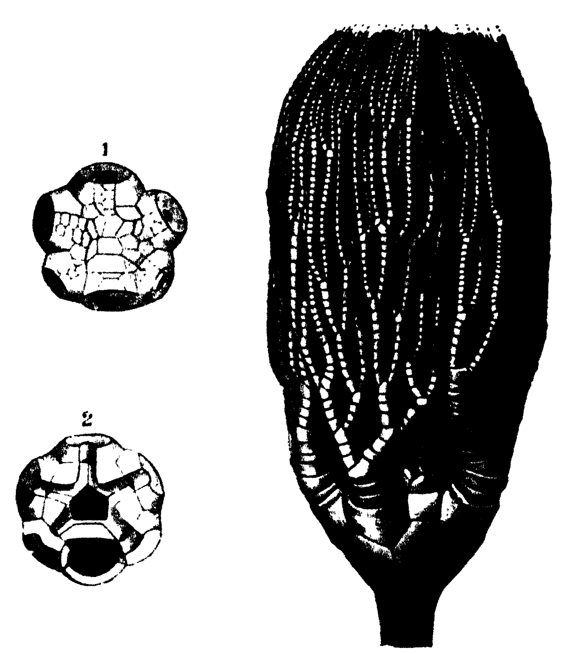


Fig. 96. — *Cyathocrinus malvaceus* Hall. (Silurien d'Amérique). — 1, voûte complète avec les plaques de revêtement; 2, la même, les plaques de revêtement étant enlevées laissent voir les 5 orales entourant la bouche et creusées par les sillons ambulacraires (Meek et Worthen).

Ici commence la série des Crinoïdes néozoïques pour lesquels on a fait longtemps un groupe spécial qui s'opposait à celui des Paléocrinoïdes. Nous allons montrer, d'après Neumayr, combien les transitions sont ménagées et naturelles entre les diverses familles de ces séries.

3° FAMILLE. — ENCRINIDÉS.

5 IB. très réduits; 5 PB. 5 R.

Pas de sac ventral. Opercule rudimentaire (?). Tige ronde. Cette famille diffère de celle des Potériocrinidés par le faible développement du cycle infrabasal, par l'absence de plaques interradiales anales et du sac ventral.

On voit le processus de transition apparaître graduellement dans des formes du Carbonifère supérieur. Le sac ventral se réduit ainsi que le cycle inférieur chez *Cromyocrinus* Trausch. et *Eupachycrinus* Meek et Worth., tandis que l'interradius anal est encore bien développé; par *Ceriocrinus* Kön. on passe à *Erisocrinus* M. et W. où cet interradius a disparu, et enfin chez *Stemmatocrinus* Trausch. du Carbonifère de Russie (fig. 97, A), le cycle interne des basales est confondu en une plaque pentagonale au centre de laquelle aboutit la tige. Ce dernier genre nous mène directement aux *Encrinus* Röm., dont il se rapproche beaucoup par sa forme extérieure. Les bras, au nombre de 10, sont accolés sur presque toute leur longueur. Le sac ventral a disparu.

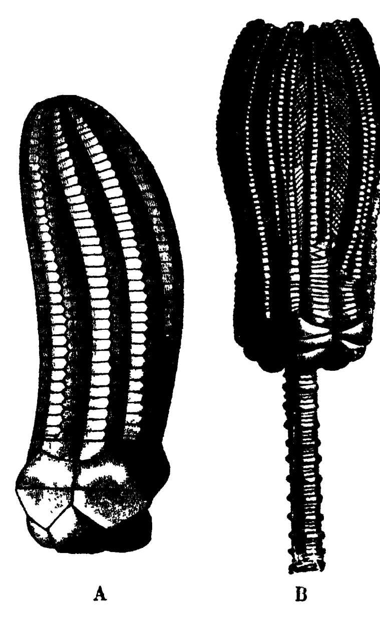


Fig. 97. — *Encrinidés.* - A, *Stemmatocrinus cernuus* Tr. Carbonifère de Russie (TRAUTSCHOLD). — *Encrinus liliiformis* Lk. Muschelkalk.

Chez *Stemmatocrinus* existe au-dessus des radiales, une seule rangée de 5 brachiales sur lesquelles s'appuie une nouvelle rangée unique de 10 pièces, après lesquelles les bras ont 2 séries de plaques.

D'autre part, au contraire, chez *Encrinus*, ces pièces se multiplient, et l'on a 2 cycles de 5 brachiales, que suivent plusieurs cycles de 10 pièces sur lesquelles s'appuient les doubles rangées des bras.

Nous arrivons ainsi graduellement à l'un des genres les plus importants des Crinoïdes. *Encrinus* Röm. (fig. 97, B), est très répandu dans le Trias de tous les pays; dans l'Europe occidentale c'est un des fossiles communs du Muschelkalk (*E. liliiformis* Lk.). La plupart des espèces ont 10 bras avec de longues pinnules tournées en dedans, mais le nombre peut s'élever jusqu'à 40 (*E. tessaracontadactylus* de Saint-Cassian). La tige, ronde, est composée d'articles qui sont plus larges de 4 en 4.

Chez *Dadocrinus* v. Meyer (*E. gracilis*) les bras n'ont qu'une rangée de plaques. Dans *D. Wagneri*, R. Wagner a trouvé un

opercule mobile, formé de petites plaquettes. D'après von Koenen, ce genre a des affinités avec *Millericrinus* du Jurassique.

5e Ordre. — PENTACRINACÉS (*CANALICULATA*).

Calice à 1 seul cycle de basales, sillons ambulacraires et bouche libres; voûte formée de nombreuses plaquettes ou de 5 grandes plaques.

Tous les types mésozoïques et actuels des Crinoïdes, à l'exception des Encrinidés, ont entre eux des rapports étroits. Le calice est monocyclique; la bouche et les sillons ambulacraires sont libres sur la voûte qui se compose de 5 grandes plaques, ou de nombreuses petites plaquettes qui peuvent devenir rudimentaires.

1re FAMILLE. — PENTACRINIDÉS.

5 B. 5 R.; au-dessus 2 cycles de 5 pièces qu'on peut considérer comme radiales ou brachiales.

Calice très petit; bras au contraire très grands, très ramifiés, à nombreuses pinnules. Tige pentagonale, parfois très développée, portant de nombreux cirres, ronde seulement chez *Balanocrinus*. En tous cas, la surface articulaire de chaque article figure un dessin à 5 lobes.

Les Pentacrinidés apparaissent dans le Trias, mais sont surtout très abondants dans le Jurassique. Ils décroissent considérablement dans la Craie et surtout le Tertiaire. Actuellement ils sont encore richement représentés dans les grandes profondeurs.

C'est surtout par le développement extraordinaire des bras que les espèces du genre *Pentacrinus* Mill. (fig. 98) sont remarquables. D'après Neumayr, le nombre des ramifications terminales, dans les grands individus, atteindrait 1400.

Les Pentacrines ne sont pas absolument isolés du côté des Paléozoïques. Tout d'abord on peut observer que le processus de réduction des infrabasales est déjà indiqué dans les *Poteriocrinidés* avec lesquels les Pentacrines semblent avoir le plus d'affinité, et que la structure dicyclique du calice ne peut être une cause absolue de séparation.

Malheureusement la face operculaire des Pentacrines du Lias est mal connue; mais d'après les observations de Buckland sur *P. Briareus*, elle semble très différente de celle des Pentacrinés actuels : il y aurait un sac ventral bien développé, la bouche et les sillons ambulacraires seraient cachés sous de petites plaques operculaires. Ainsi s'établirait la transition des Potériocrinidés

aux Pentacrines actuels, où le sac ventral fait défaut, et où la bouche et les ambulaires sont superficiels.

La grandeur et la beauté des Pentacrines liasiques du Wurtemberg (Boll, Reutlingen), sont célèbres. On cite une plaque conservée à l'Université de Tubingen, présentant 24 individus dont l'un possède une tige de 17 mètres et un calice de 1 mètre de diamètre, les bras étant étalés. Les tiges de 24 individus sont

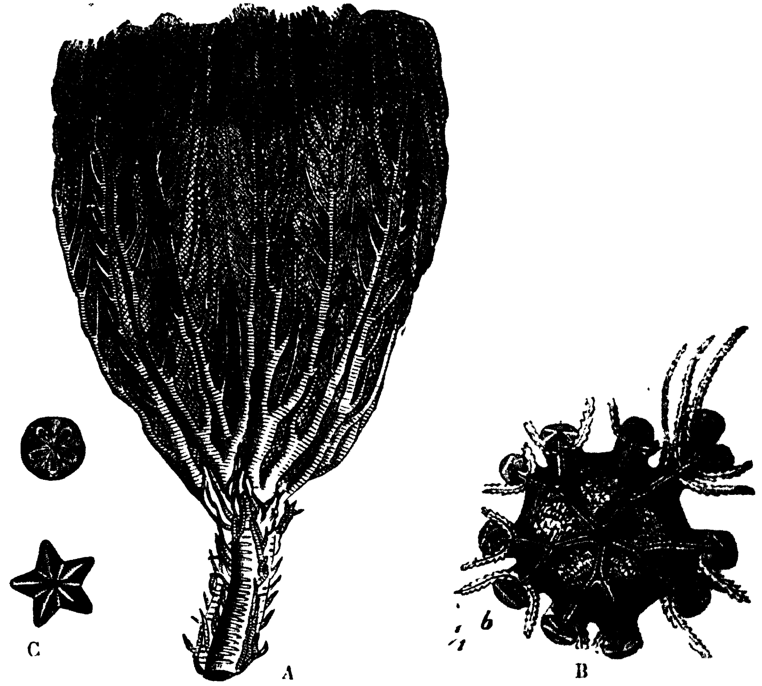


Fig. 98. — Pentacrinidés. — A, *Pentacrinus fasciculosus*. — B, face ventrale du disque de *P. caput Medusæ* (Actuel). — C, articles de tiges de Pentacrines.

groupées en faisceaux par leur base. Les musées de Stuttgard, de Bâle, de Paris, possèdent aussi d'énormes représentants de ces « géants des Échinodermes ». Les Pentacrines ont été si abondants à l'époque oolitique, que les débris des articles de leurs tiges forment un « calcaire à entroques » épais dans le Bajocien de Commercy, de Bourgogne, etc.

P. dubius Goldf., Muschelkalk.
P. Briareus Mill., Lias inférieur.
P. Bronni Hag., Sénonien.
P. Wyville Thomsoni Carp., Actuel

2° FAMILLE. — APIOCRINIDÉS.

5 B très grandes. 5 × 1 à 3 R.

Bras bifurqués à une seule rangée de plaques. Tige arrondie; les surfaces articulaires ont des stries rayonnantes; pas de cirres. La caractéristique de cette famille est tirée du très grand développement du calice, qui paraît agrandi encore par un élargissement de la tige : celle-ci débute par une plaque centro-dorsale aussi large que le calice lui-même. Il existe ordinairement des racines puissantes. Cette famille, abondante dans le Jurassique, existant peut-être aussi dans le Crétacé inférieur, semble dériver des Encrinidés par l'intermédiaire de *Dadocrinus*. On sait que dans ce genre d'Encrines, les bras n'ont qu'une rangée de plaques comme chez les Apiocrinidés. D'autre part, chez *Millericrinus* d'Orb. (Lias, Crét. inf.), qui est bien un Apiocrinidé d'après le caractère du calice, les 10 bras ne sont bifurqués qu'une seule fois à leur extrémité, et la plaque centro-dorsale montre des rudiments de 5 infrabasales soudés avec elle-même (*M. Pratti*).

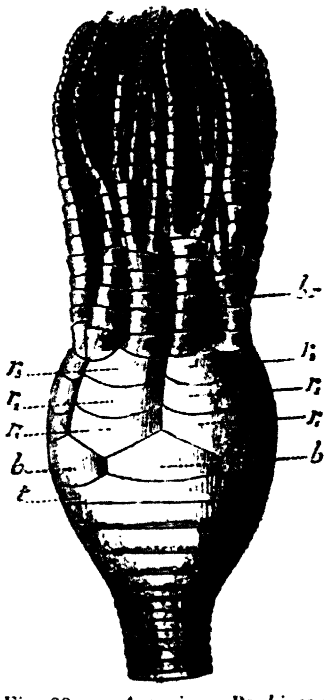


Fig. 99. — *Apocrinus Parkinsoni* Schl. Bathonien. — *t*, dernier article de la tige; *b*, basales; r_1 r_2 r_3 radiales. Les articles des bras, *br*, inexactement figurés comme coniques sont en réalité cylindriques.

De plus, chez quelques *Apiocrinus* Mill., des plaques interradiales peuvent se glisser entre les radiales et troubler la symétrie pentaradiée comme chez *Dadocrinus*. De Loriol a trouvé chez *A. Roissyanus* (la Rochelle) un sac ventral épais, qui recouvre complètement la bouche et les canaux ambulacraires.

Les Apocrinidés sont caractéristiques du Jurassique moyen et supérieur.
A. Parkinsoni Schl. Bathonien (fig. 99).
A. Roissyanus d'Orb., Kimmeridgien.

3° FAMILLE. — BOURGUETICRINIDÉS.

Petite famille alliée aux Apiocrinidés et pourvue aussi d'une plaque centro-

dorsale, mais en différant par la petitesse du calice, l'absence d'interradiale, et la forme des sutures des pièces de la tige; celles-ci sont pourvues d'un fort sillon diamétral, cinq ou dix bras non ramifiés.

Bourgueticrinus d'Orb. Crétacé supérieur.

Conocrinus d'Orb. (Tertiaire) est représenté à l'époque actuelle par le genre *Rhizocrinus* Sars, commun dans les grandes profondeurs et remarquable par sa tige longue et grêle et le grand développement de ses racines.

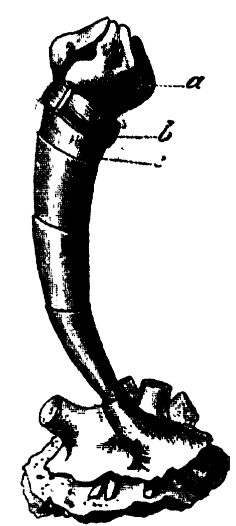


Fig. 100. — *Eugeniacrinus caryophyllatus* Mill. Rauracien. — *b*, radiales (les surfaces articulaires sont saillantes); *a*, brachiales avec un prolongement médian infléchi sur le calice: *c*, dernier article de la tige. Les bras ne sont pas figurés (Fraas).

4e FAMILLE. — EUGÉNIACRINIDÉS.

Cette famille se rattache aussi aux *Apiocrinidés*, mais elle est remarquable par la réduction du calice par rapport à la tige qui se compose de longs articles coniques peu nombreux. Sur ce pédoncule élargi vers le haut repose le calice composé seulement de cinq grandes radiales; les basales manquent, elles sont complètement absorbées ou refoulées par les radiales. Les bras débutent par deux cycles de cinq brachiales; le deuxième cycle composé de pièces volumineuses, recourbées en dedans, sur lesquelles s'appuient dix bras courts, enroulés, qui sont rarement conservés. Le calice, avec les brachiales, a la forme d'un clou de girofle.

Eugeniacrinus Mill. (fig. 100). Commun dans le Jurassique, rare dans le Crétacé.

L'avortement presque complet de deux radius donne à certaines formes une forme triangulaire. C'est le cas de *Trigonocrinus* Bather, 1889, ***3 R*** (+ une petite), ***4 R*** (deux grandes et deux petites) (1).

Phyllocrinus d'Orb. avait été pris pour un Blastoïde; Zittel a montré sa parenté avec *Eugeniacrinus*.

5e FAMILLE. — COMATULIDÉS.

1 CD. 5 B. 5 R.

La famille des Comatulidés ne renferme à proprement parler qu'un seul genre, *Antedon* Fréminv. (*Comatula*, Lk.), qui comprend la plupart des Crinoïdes vivant actuellement (plus de 400 esp.). Tous les Crinoïdes de mers peu profondes sont des Comatules, de sorte que c'est uniquement dans cette forme que l'on a pu jusqu'ici étudier l'embryogénie. Les métamorphoses de la Comatule éclaircissent d'ailleurs d'une matière précise l'origine du groupe, qui est d'ailleurs le plus récemment apparu (Jurassique supérieur). La larve de Comatule est fixée, et ressemble tellement à un Pentacrine qu'elle a été connue sous le nom de *Pentacrinus europæus*, jusqu'à ce que W. Thomson ait démontré sa nature larvaire. Elle ne tarde pas à montrer ***1 CD***, ***5 B***, ***5 R***, et de plus 5 orales qui recouvrent les canaux ambula-

(1) *Quart. J. Geol. Soc.*, 1889.

craires. La présence de cette voûte est de la plus haute importance, parce qu'elle rattache nettement les Comatulidés aux formes de Paléozoïques que nous avons considérées précisément comme les plus différenciées.

A l'état adulte, l'animal se détache de sa tige, et le calice se compose d'une plaque centrodorsale, de *5 B* ordinairement recouvertes par les radiales, et visibles seulement dans le sous-genre *Solanocrinus*, puis viennent *5 R*, qui portent 2 rangées de *Br*; sur celles-ci s'insèrent 10, 20 bras ou plus; ordinairement simples, à une rangée ou à 2 rangées alternantes, à longues pinnules.

Les Comatulidés sont rares depuis le Jurassique supérieur, et ne sont fréquents qu'à l'époque actuelle. *Solanocrinus* Goldf. représente le groupe dans les Calcaires lithographiques de Bavière. *Antedon* Fréminv. (*Comatula* Lk.) est une forme actuelle très commune sur nos côtes. *Thaumatocrinus* Carp. est une forme libre des grandes profondeurs qui présente un caractère intéressant : il existe à l'état adulte 5 grandes plaques orales, qui ne se voient chez les Comatules que pendant le stade fixe Pentacrinoïde. C'est un exemple frappant de persistance de forme embryonnaire.

Ces plaques orales, dont la présence est, comme nous l'avons vu, un caractère primitif, se retrouvent encore dans les deux familles suivantes, dont les divers types sont fixés dans toute leur existence.

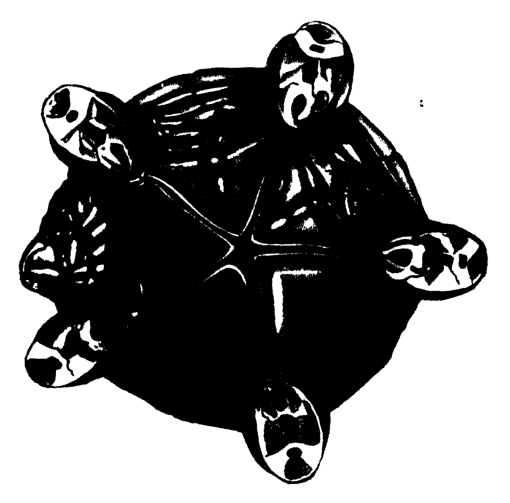


Fig. 101. — *Ilyocrinus Bethellianus* W. Thoms. (Actuel). — Figure grossie montrant les 5 grandes plaques orales, délimitant la bouche et les sillons ambulacraires. Sur les bords, plaquettes marginales; à gauche, l'anus au sommet d'une pyramide. Les bras sont coupés (WYVILLE THOMSON).

6e FAMILLE. — HOLOPIDÉS.

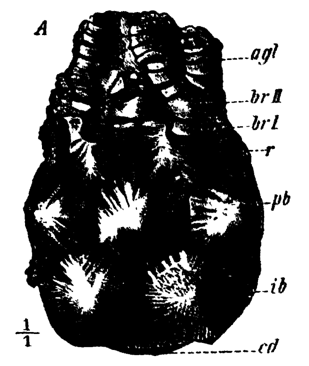
Les plaques de calice sont soudées en une masse indivise fixée aux corps étrangers par une large base. La voûte est formée de cinq larges plaques orales.

Le genre vivant *Holopus* d'Orb. a été trouvé dans les grandes profondeurs de la mer des Barbades. Il porte dix bras simples à fortes pinnules. Il est probablement précédé dans le Crétacé supérieur et

l'Éocène par *Cyathidium* Stenst. et dans le Jurassique par *Cotylederma* Quenst. qui sont incomplètement connus.

7e FAMILLE. — PLICATOCRINIDÉS Zitt.

Les Plicatocrinidés sont des Crinoïdes à longue tige, remarquables par la réduction extrême des basales, et la présence de longs bras divisés à une seule rangée de plaques. Le genre jurassique *Plicatocrinus* Münst. est identique à *Hyocrinus* W. Th. des grandes profondeurs, l'un des 3 genres vivants où s'observent à l'état d'adulte les 5 grandes orales (fig. 101).



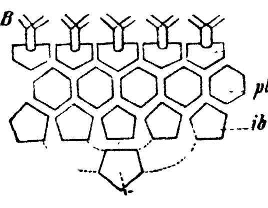


Fig. 102. — *Marsupites ornatus* Sow. Sénonien. — A, calice avec la partie inférieure des bras. — B, schéma des pièces du calice. — *cd*, centrodorsale; *ib*, infrabasales; *pb*, parabasales; *r*, radiales incisées pour l'articulation des premières brachiales *brI*; *brII*, deuxièmes brachiales; *agl*, article des bras.

8e FAMILLE. — MARSUPITIDÉS.

Une place tout à fait à part doit être réservée au genre Crétacé *Marsupites* Mant. (fig. 102), que l'on ne peut rattacher à aucun groupe normal de Crinoïdes néozoïques. Le calice libre, en forme de poire, est constitué par de très grandes plaques cannelées sur les bords, pentagonales ou hexagonales : ***1 CD***, ***5IB***, ***5PB***, et ***5R*** portant 10 bras ramifiés à une seule rangée. Ce n'est qu'avec le genre Carbonifère *Agassizocrinus* que *Marsupites* semble présenter quelque analogie.

6e Ordre. — COSTATA.

Le genre isolé *Saccocoma* Ag. (fig. 103) des Calcaires lithographiques de Bavière est le type d'un ordre spécial. Ses caractères absolument distincts l'ont fait même rapprocher des Ophiurides (Euryales), mais cette interprétation est abandonnée. Le calice est libre et a la forme d'une nèfle, il se compose d'une très petite plaque centrodorsale et de 5 très grandes radiales qui ont une forte côte en leur milieu. Sur ces radiales sont disposés 5 bras qui se bifurquent presque immédiatement. Les 10 branches sont grêles, enroulées, et formées d'articles assez longs. Sur chacun de ces articles s'insère un filament très long et très grêle formé de pièces semblables à un os long de Vertébré. L'opercule est formé de 5 grandes pièces. La structure de toutes ces pièces est très

lâche, elles sont constituées par un treillis à larges mailles qui présente peu de consistance. Ce caractère ne se rencontre jamais chez les autres Crinoïdes adultes, mais il est réalisé dans les embryons de Comatules. Aussi a-t-on été amené à considérer *Saccocoma* soit comme une larve d'un autre Crinoïde, soit

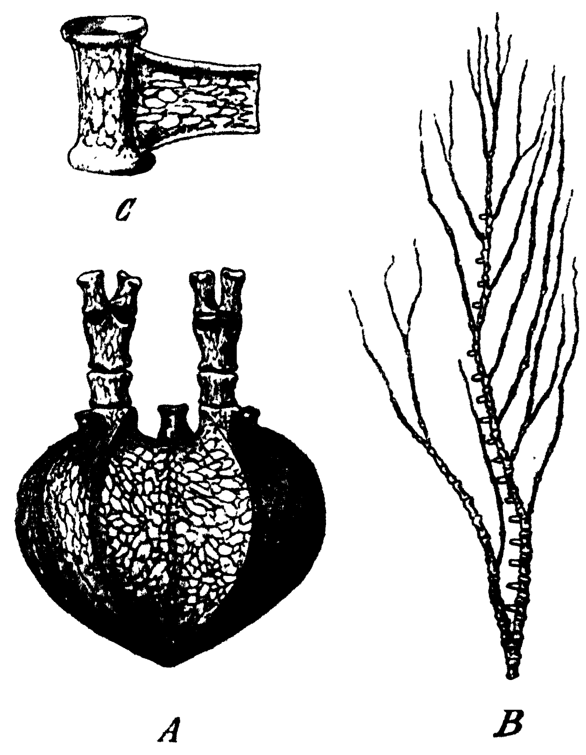


Fig. 103. — *Saccocoma pectinata* Goldf. Ptérocérien d'Eichstädt. — A, calice grossi. — B, un bras isolé, faiblement grossi. — C, un article des bras très grossi (Zittel).

comme un état embryonnaire permanent. Mais cet animal ne présente aucune autre analogie avec les Comatulidés qu'on rencontre dans les mêmes couches lithographiques; il ressemblerait plutôt aux *Plicatocrinidés* décrites par Zittel; mais comme ces dernières formes sont fixées, il faudrait supposer, suivant Neumayr, que *Saccocoma* serait la forme larvaire d'un type hypothétique voisin de *Plicatocrinus*, mais libre à l'état adulte. En somme la place de ce type aberrant et curieux n'est pas encore clairement déterminée.

Appendice aux Crinoïdes.

Nous ne croyons pas devoir passer sous silence les curieux genres *Camarocrinus* Hall. et *Lichenocrinus* Hall., quoique leur organisation soit très incomplètement connue et que leur position systématique soit problématique.

Camarocrinus se présente sous forme d'une masse sphéroïdale, légèrement lobée, formée de très nombreuses plaquettes irrégulières. Cette masse est creuse et divisée en chambres inégales par des cloisons. L'un des pôles est aplati et constitué par une aire circulaire, centrale par rapport aux lobes du corps, occupée par les racines bifurquées du Crinoïde, entre lesquelles sont disposées des plaquettes d'union ; du centre d'où rayonnent les racines devait partir la tige, qui est inconnue, mais dont on voit la surface d'insertion. Le calice est aussi inconnu. Il est probable que la masse sphéroïdale

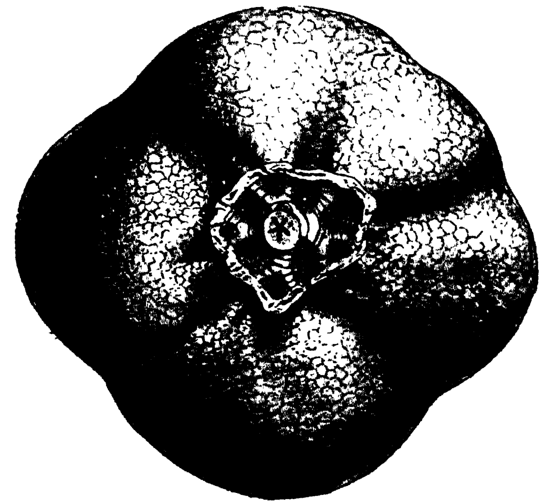


Fig. 104. — *Camarocrinus Saffordi* Hall. (Hall).

devait constituer une sorte de flotteur qui permettait à l'animal de vivre dans une position verticale sans être fixé (fig. 104).

La même disposition se retrouve chez *Ancyrocrinus* Hall.

Lichenocrinus. Le corps se compose d'une base discoïde, circulaire ; de la portion centrale, excavée, part un filet très long et très grêle ; il semble naturel de considérer ce filet, non comme un appendice proboscidiforme, mais comme la tige elle-même, le calice étant inconnu ; l'expansion basilaire serait alors analogue au flotteur de *Camarocrinus*, mais ici cette partie du corps est fixée à des objets étrangers (*Orthis*). En tous cas l'on n'y retrouve pas la disposition géométrique des calices de Crinoïdes.

Ces deux genres sont du Silurien moyen d'Amérique.

Transitions des Cystidés aux Crinoïdes.

Cystocrinoïdes.

La différenciation considérable qui caractérise la classe des Crinoïdes ne permet pas de supposer qu'elle constitue un type

primitif de l'embranchement des Échinodermes. Elle est très probablement un rameau spécialisé du groupe hétérogène des Cystidés. L'apparition du type nouveau a dû se faire à une époque très ancienne, car dès le Silurien inférieur apparaissent des formes très différenciées (*Cyathocrinus*, *Glyptocrinus*). Dans les terrains Cambriens l'on ne rencontre que des articles de tige isolés.

Nous ne connaissons pas exactement les types de passage véritables qui sont Cambriens ou même antérieurs; mais parmi les Cystidés existent un certain nombre de formes qui se sont développées côte à côte avec les Crinoïdes et dont les caractères intermédiaires nous montrent comment a dû se produire l'évolution.

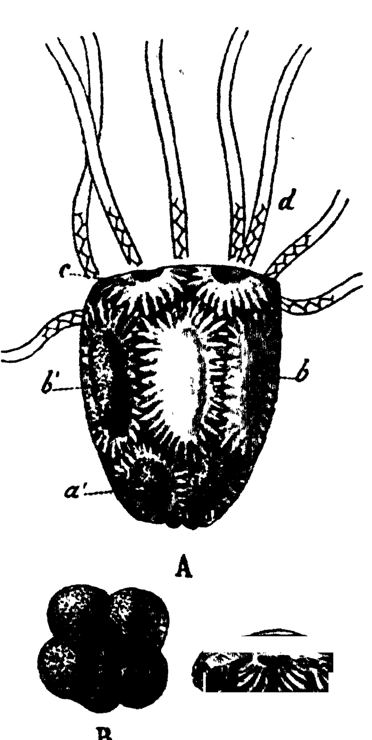


Fig. 105. — *Lichenoides priscus* Barr. — A, figure combinée d'après plusieurs des figures de Barrande; *a*, *b*, *c*, les 3 cycles de plaques; *b* et *c* sont les plaques elles-mêmes; *a'*, *b'*, montrent l'aspect des moules internes; *d*, bras, dessinés d'après l'exemplaire où ils sont le plus nombreux. Leur mode d'insertion n'est pas connu. — B, vue de la face inférieure, sur un moule. — C, plaques de la face supérieure.

L'un des types les plus frappant est *Lichenoides* Bar. du Cambrien, découvert par Barrande, et connu malheureusement seulement par des moules internes ou externes (fig. 105). Le calice se compose de 2 rangées latérales de 5 plaques chacune, et d'une couverture de 5 autres plaques. Ces pièces s'engrènent solidement ensemble; les 10 latérales sont fortement bombées. On voit sur les moules internes, qui sont les plus abondants, que ces plaques étaient percées d'une foule de pores épars, comme chez *Aristocystites*. Les 5 plaques ventrales portent 5 cavités ou orifices dont le rôle est inconnu. Il nous semble probable qu'elles entouraient la bouche. Les bras sont très longs et très grêles, formés de 2 rangées de plaquettes au moins à leur base. Leur nombre est au moins égal à 8, leur mode d'in-

sertion est inconnu. Il n'y a très probablement pas de tige.

On voit que dès cette époque reculée, la disposition pentaradiée avait commencé à se manifester chez certains Cystidés. D'autres formes, appartenant plus nettement au groupe des Cystidés, se rapprochent des Crinoïdes par des caractères qui se montrent isolément dans des groupes différents : ainsi chez *Caryocrinus* reparaît l'arrangement des plaques en lignes transversales, tandis que les bras se développent. Les Glyptosphæritidés montrent au contraire une tendance à la symétrie pentaradiée dans les sillons ambulacraires.

Hybocystites du Silurien supérieur est une forme curieuse : Le calice présente 3 protubérances qui sont parcourues chacune par un sillon ambulacraire ; mais de plus il existe 2 autres sillons, de même nature que les précédents, mais situés entre ces éminences, et s'étendant bien plus loin que les 3 autres. La face ventrale présente une bouche centrale et 5 ouvertures (hydrospires ?). Ce genre est, suivant H. Carpenter et Neumayr, un type synthétique ayant des caractères des Cystidés et surtout des Blastoïdes et des Crinoïdes.

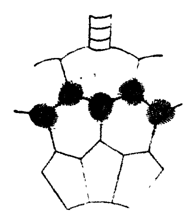


Fig. 106. — *Porocrinus radiatus* Beyr. Ordovicien de Saint-Pétersbourg. — Une partie du calice supposé étalé, montrant les infrabasales, les parabasales, et les radiales, avec la partie inférieure d'un des bras (Beyrich).

Mais le genre le plus intéressant est *Porocrinus* Bill. (Silurien). C'est un Crinoïde véritable à base dicyclique avec 3 rangées de plaques régulières et 5 bras. Mais seul parmi les Crinoïdes, il présente des hydrospires disposés en losanges comme les Cystidés rhombifères. Aux angles d'union des plaques parabasales et radiales se trouvent 3 petites plaques supplémentaires formant triangle. Les losanges porifères chevauchent à la fois sur ces petites plaques et les grandes plaques adjacentes.

On voit que, pour retrouver des caractères de transition entre les Cystidés et les Blastoïdes, il faut s'adresser à des formes appartenant à des familles variées; ces caractères intermédiaires ne se montrent pas tous ensemble et progressivement dans une série continue de formes, ce qui prouve que nous ne connaissons pas les véritables types intermédiaires, comme nous l'avons vu de même pour les Blastoïdes; mais ce qui précède montre tout au moins comment le type Crinoïde a pu se constituer en dérivant de certaines formes de Cystidés : le phénomène a consisté dans la régularisation des cycles de

plaques, le développement considérable des bras et des sillons ambulacraires, et la disparition des pores. Il est d'ailleurs à remarquer que dans la première phase fixée du développement de la Comatule désignée par Götte sous le nom de ***stade cystidé***, cet animal est dépourvu de bras et de sillons ambulacraires, et présente seulement 3 cycles de 5 plaques.

§ 3. — Répartition géologique et phylogénie des Crinoïdes.

Les premiers Crinoïdes authentiques se montrent dans les schistes Ordoviciens du pays de Galles et surtout d'Amérique. Des genres nombreux de *Cyathocrinidés*, *Hétérocrinidés*, *Ichthyocrinidés*, *Glyptocrinidés*, etc., se rencontrent avec tous leurs caractères de différenciation. La plupart de ces formes sont dicycliques; quelques-unes, cependant (*Hybocrinus*), sont monocycliques. A l'époque du Silurien moyen, les Crinoïdes avaient donc déjà subi une évolution compliquée.

Les formes les plus simples semblent être, non pas celles que nous venons de citer, mais les *Haplocrinaces*, où la voûte est formée exclusivement de 5 plaques orales. Nous avons vu comment ce type simple se modifiait dans les divers groupes : des plaques additionnelles viennent se surajouter aux plaques orales et former une voûte additionnelle, recouvrant la bouche et les sillons ambulacraires, chez les *Articulata* et les *Canaliculata*. Si l'on se rapporte exclusivement à l'ordre d'apparition tel que nous le connaissons actuellement, les formes à nombreuses plaques seraient au contraire plus primitives et auraient donné naissance aux autres par réduction.

Dans le Silurien la plupart des groupes de Crinoïdes paléozoïques sont déjà différenciés : Dans le Silurien supérieur on ne compte pas moins de 70 genres; la plupart des familles de *Sphæroïdocrinacés*, d'*Ichthyocrinacés* et de *Cyathocrinacés* sont déjà représentées. Ce sont l'Angleterre (Dudley), l'île de Gotland, l'Amérique qui ont fourni les gisements les plus riches.

Pendant le Dévonien, quelques familles Siluriennes (Ichthyocrinidés, Crotalocrinidés, etc.) disparaissent graduellement, tandis que les Potériocrinidés et les Actinocrinidés sont en croissance. Les localités les plus riches sont situées dans l'Eifel et l'Amérique.

Dans le Carbonifère, les familles précédentes sont les plus abondantes. Beaucoup de familles Siluriennes ont persisté (*Cyathocrinus*, etc.).

L'époque Triasique marque un renouvellement complet

de la faune de Crinoïdes. Aucune des familles paléozoïques ne se continue pendant l'époque secondaire. Mais l'on peut actuellement retrouver avec quelque probabilité les ancêtres de formes mésozoïques. Les *Encrinidés* se rattachent aux *Poteriocrinidés* dont ils dérivent par la réduction du sac ventral et du cycle infrabasal. Ces derniers se rattachent d'ailleurs directement aux *Cyathocrinidés*, qui sont très anciens. Les Palæocrinoïdes ont donc, suivant toute apparence, évolué en formant au moins 2 séries indépendantes. Le même groupe aurait donné naissance aux *Pentacrinidés* qui constituent le type moyen des Crinoïdes mésozoïques et d'où dérivent les *Comatulidés*. Les formes de grande profondeur (*Holopidés*, *Plicatocrinidés*) ont gardé des traces de leurs formes ancestrales lointaines. Les *Apiocrinidés* dériveraient des *Encrinidés* et auraient eux-mêmes donné naissance au petit groupe des *Eugéniacrinidés*.

Tous les groupes précédents sont abondamment représentés dans les terrains Jurassiques, surtout dans la première moitié de cette période. Dans le Jurassique supérieur ils se localisent dans la région alpine. La faune Crétacée ne diffère de la faune Tertiaire que par l'extinction de quelques formes, et l'apparition de deux types régressifs curieux, *Marsupites* et *Uintacrinus*.

4e Classe. — ÉCHINIDES (1).

Échinodermes libres, pourvus de piquants. Bouche et anus toujours présents. Test divisé en aires ambulacraires, aires interambulacraires, appareil apical et aires péristomale et périproctale.

§ 1. — Étude du Test.

Les Échinides présentent pour le Géologue une importance de premier ordre : à cause de la solidité de leur test, ils se fossilisent facilement et se conservent en bon état ; ils se rencontrent dans toutes les formations à partir du Cambrien ; toutefois, à l'époque Primaire, ils cèdent de beaucoup le pas comme importance aux Crinoïdes. Dans les temps secondaires et tertiaires, ils jouent un grand rôle pour la détermination de l'âge des couches. Ce sont, en effet, des formes qui évoluent rapidement, de sorte

(1) Pour la partie générale, le mémoire de Lovén (*Mém. Acad. sc. de Stockholm*, 1874) reste l'ouvrage fondamental. Nombreux mémoires récents de Cotteau, Döderlein, Duncan, Gauthier, Neumayr, Péron, Seunes, etc. M. Munier-Chalmas a bien voulu me donner sur cette classe de nombreux renseignements, dont plusieurs, relatifs principalement à la classification, sont inédits.

que la grande variabilité de leurs caractères détermine l'apparition d'espèces spéciales aux différents niveaux.

Définition des parties du test. — Deux types principaux doivent être décrits séparément. Le premier appelé habituellement, d'une manière impropre, type *régulier*, est réalisé, par exemple chez *Strongylocentrotus lividus*, l'Oursin le plus commun sur nos côtes. La forme est subsphérique, un peu aplatie et de contour parfaitement circulaire. A l'un des pôles se trouve la bouche, reconnaissable extérieurement aux 5 dents qui peuvent la fermer ; à l'autre pôle se trouve l'anus. L'anus s'ouvre dans une aire circulaire, pourvue de très petites plaques, qu'on appelle *periprocte*. Autour du périprocte existe une rosette composée de 2 cycles alternant de 5 plaques, qui constituent l'*appareil apical* (fig. 107, A). Les plaques du premier cycle sont généralement percées d'un pore assez volumineux qui sert d'orifice à une des glandes génitales (fig. 107, A, *G*), d'où le nom de plaques *génitales* qui est en général donné à ces plaques. Mais comme la position des pores génitaux sur ces plaques n'est pas constante, M. Munier-Chalmas pense qu'il vaut mieux leur donner un nom tiré de leur situation invariable et les appelle *basales*. Les plaques du 2ᵉ cycle portent un pore beaucoup plus petit qui sert au passage d'un nerf. On a cru longtemps qu'au-dessus de ces plaques existait un organe sensoriel qu'on pouvait

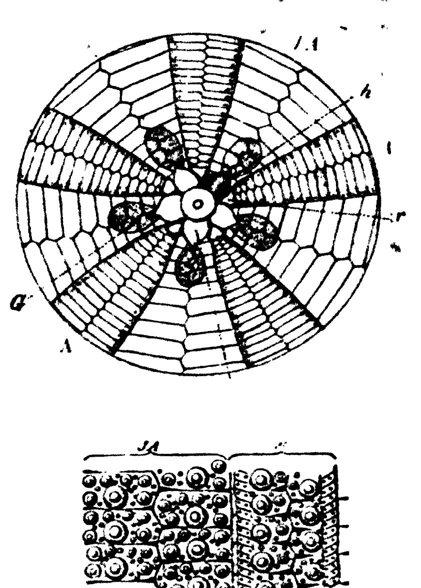


Fig. 107. — Constitution des Oursins Endocycles. — A, schéma de l'appareil apical. — B, disposition des plaques coronales (*Temnopleurus*). — *A*, zone ambulacraire ; *JA*, zone interambulacraire ; *a*, suture des plaques ambulacraires ; *b*, suture des plaques interambulacraires ; *c*, zone porifère ; *d*, zone interporifère ; *h*, plaque hydrophore ; *r*, plaque *radiale* (ocellaire) ; *ir*, plaque *basale* (génitale) ; *t*, tubercule. — *G*, extrémité des organes génitaux supposés vus par transparence.

homologuer à un œil, d'où le nom de plaques *ocellaires* donné aux plaques du 2e cycle. Prouho a démontré que l'organe en question n'a rien de commun avec un œil : dès lors les plaques sont appelées *pseudocellaires* ou *neurales*. M. Munier-Chalmas leur donne le nom de *radiales*. Parmi les plaques basales, il en est une un peu plus grande que les autres qui est criblée d'une multitude de pores très fins, d'où le nom de plaque *madréporique* qui lui est donné généralement. Elle recouvre une petite poche où débouche l'organe central de l'appareil aquifère, le *canal du sable* ou *canal hydrophore*. C'est par les pores de cette plaque que se fait l'introduction de l'eau dans le corps de l'Oursin ; le nom de *plaque hydrophore* peut donc lui être attribué.

Lorsqu'on oriente un Échinide, la plaque hydrophore peut servir de point de repère ; mais on ne doit pas la mettre dans le plan médian. En effet, chez les Échinides où la symétrie bilatérale est nettement indiquée, la partie antérieure de l'animal est déterminée par la position de la bouche, quand elle n'est pas centrale ; or, dans ce cas la plaque hydrophore se trouve toujours en avant et à droite ; il est donc naturel de lui donner la même position chez les Échinides vivants. L'étude des plaques voisines de la bouche donne, comme l'a montré Lovén, un procédé d'orientation qui concorde avec le précédent.

Pour pouvoir comparer les plaques apicales dans les divers groupes, on les numérote de la manière suivante. La plaque hydrophore porte le n° I ; le n° II sera donné à la plaque voisine située en arrière, et ainsi de suite de gauche à droite. Pour les plaques radiales, on donne le n° 1 à celle qui est dans le plan médian et on numérote de même de gauche à droite (notation de Munier-Chalmas, voir les fig. 113 et 114). La bouche est, comme l'anus au centre d'une aire, plus large, recouverte de plaquettes, qu'on appelle *péristome*.

Entre le périprocte et le péristome, le test de l'Oursin se divise en 10 *aires* ou *zones*, formées chacune de 2 rangées de plaques ou *assules*, dont l'ensemble est souvent appelé *couronne* ou *périsome* (fig. 107, B). Toutes ces plaques *coronales* portent des *tubercules* (*t*) qui servent à l'insertion des *piquants* ou *radioles*. Sur 5 de ces aires, chaque plaque est percée par de petits pores (*c*) associés toujours 2 par 2, et localisés dans la partie externe de la zone. Par ces pores passent les *pieds ambulacraires*, organes tubulaires, terminés chacun par une ventouse, qui peuvent adhérer aux corps étrangers. Les aires pourvues de ces *pores ambulacraires* sont dites *aires ambulacraires*, ou par abréviation *ambulacres*, ou encore *radius*

(fig. 107, A et B, *A*). L'étroit espace compris entre les pores extrêmes d'un même côté s'appelle *zone porifère* (*c*) et l'espace beaucoup plus large compris entre les pores internes de chaque côté d'une même zone ambulacraire s'appelle zone *interporifère* (*d*). Avec les 5 zones ambulacraires alternent les 5 autres zones qui sont dépourvues de pores et qu'on appelle *zones* ou *aires anambulacraires*, *interambulacraires* ou *interradius* (*JA*).

Un Oursin orienté comme nous venons de le dire présente toujours une aire ambulacraire dans le plan médian, en avant, et une aire interambulacraire en arrière. On appelle *trivium* l'ensemble des 3 aires ambulacraires antérieures, et *bivium* l'ensemble des 2 aires postérieures.

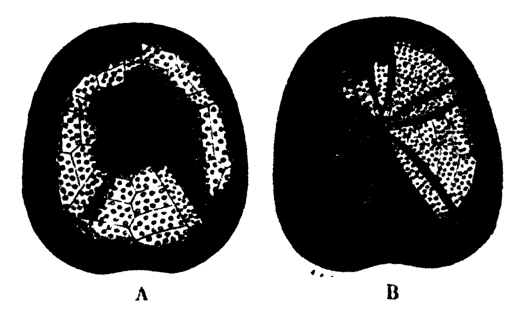


Fig. 108. — *Echinobrissus cunicularis* Lwhyd. — A, face orale montrant le péristome situé un peu en avant. — B, face dorsale, montrant le périprocte en arrière de l'appareil apical.

Le second type, appelé généralement *irrégulier* (fig. 108), est réalisé, par exemple chez les *Spatangidés*, les *Discoidea*, les *Clypéastres*, etc.

Le périprocte n'est plus à l'intérieur de l'appareil apical : il est situé dans la zone interambulacraire postérieure, sur la face dorsale ou sur la face ventrale. L'Oursin est dit *exocycle*. Il affecte alors nettement la symétrie bilatérale.

Ces définitions étant posées, nous allons décrire avec quelques détails les principales variations des parties du test chez les Échinides.

Péristome (1). — Le *péristome* est l'espace où viennent con-

(1) Tous les auteurs n'emploient pas le mot *péristome* exactement dans la même acception. La grande majorité avec Cotteau, Zittel, Neumayr, etc., appliquent cette dénomination à l'aire comprise entre les dernières plaques perisomatiques, nous conserverons cette acception. M. Munier-Chalmas, a l'exemple de Lovén, appelle péristome les dernières plaques ambulacraires ou interambulacraires elles-mêmes. Pour désigner cette région, nous dirons simplement le bord du péristome.

verger les zones ambulacraires et interambulacraires, et qui est occupé en partie par la bouche. Il est recouvert chez l'animal vivant par une membrane où est creusé l'orifice buccal, et qui est protégée par de minces plaquettes (*plaques péristomales*, fig. 109, *b*, *c*), qui lui laissent une certaine mobilité. Chez les *Cidaridés*, les zones porifères se continuent nettement dans cette région jusqu'à la bouche comme le montre la figure 109.



Fig. 109. — Péristome d'un Oursin Holostome (*Dorocidaris papillata* Leske). — A, zone ambulacraire ; JA, zone interambulacraire ; *a*, dents ; *b*, plaques péristomales ambulacraires ; *c*, plaques péristomales interambulacraires ; *d*, tubercules (Lovén).

La forme du péristome présente une grande importance, car elle est en relation avec la présence de certains organes. Chez les Paléozoïques et les Cidaridés, le péristome est circulaire et l'oursin est dit *Holostome*. Mais chez les autres Endocycles, de chaque côté d'une même zone ambulacraire, le bord du péristome se creuse d'une échancrure arrondie, qui sert au passage d'organes de respiration spéciaux, appelés *branchies orales*. Ces Échinides sont dits *Glyphostomes* (fig. 128). Le caractère en question, étant lié à l'absence ou à la présence

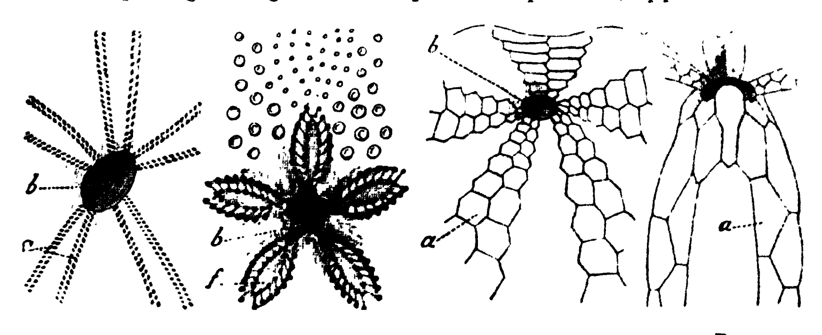


Fig. 110. — Péristome des Échinides Exocycles. — A, *Pyrina ovalis* Des. — B, *Cassidulus lapis cancri* Lk. Maestrichtien. — C, *Holaster subglobosus* Ag. Cénomanien. — D, *Micraster cor anguinum* Lk. Sénonien : *a*, ambulacre ; *b*, péristome ; *f*, l'une des *phyllodies* dont l'ensemble constitue un *floscelle*.

d'organes spéciaux, constitue un bon critérium de classification.

Le péristome est beaucoup moins étendu chez les Exocycles que chez les Endocycles, et son bord peut présenter ou non des entailles (fig. 110). Il peut être circulaire, ovale, pentagonal, allongé longitudinalement ou tranversalement ; dans ce dernier cas, il est parfois incomplètement recouvert par une lèvre saillante (*Spatangidés*).

Appareil masticateur. — Tous les Endocycles et beaucoup d'Exocycles sont munis d'un *appareil masticateur* puissant. Il se

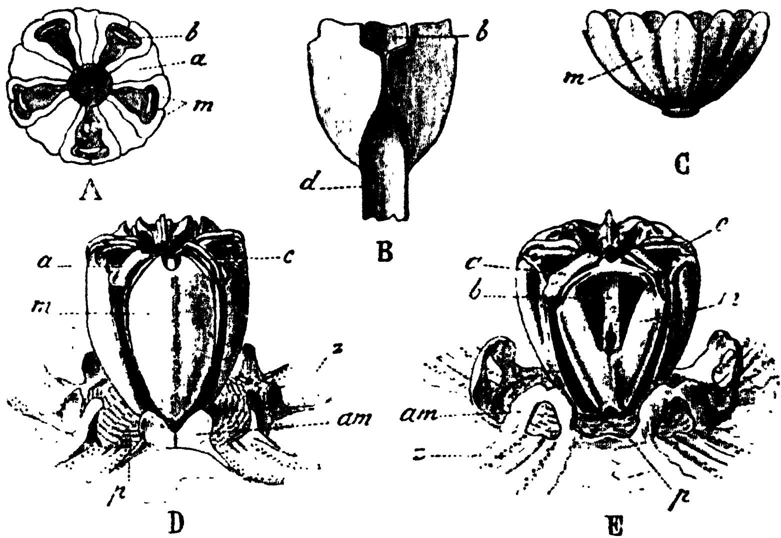


Fig. 111. — Appareil masticateur des Endocycles. — A, B, C. *Archæocidaris Rossica* Eichw. Calcaire carbonifère de Russie. A, face supérieure ; B, mâchoire isolée ; C, vu de côté (TRAUTSCHOLD). — D, *Dorocidaris papillata* (actuel). — E, *Psammechinus miliaris* (actuel). L'appareil masticateur figuré en place, dépourvu des parties molles (d'après des exemplaires de la collection du Muséum). — *a*, pièce intercalaire ; *b*, plume ; *c*, pièce en Y, ou compas, *d*, dent ; *m*, maxillaire ; *am*, apophyse myophore ; *p*, péristome ; *z*, aire ambulacraire.

compose constamment de 5 *mâchoires* de sections triangulaires unies latéralement, et constituées chacune par deux pièces *maxillaires*.

Cet appareil a été retrouvé chez les Paléoéchinides, où il est encore imparfaitement connu. On voit néanmoins chez *Archæocidaris* (fig. 111, A, B, C) que les deux maxillaires se réunissent de manière à former une mâchoire évidée, en forme de pyramide triangulaire, et maintiennent à leur partie inférieure une pièce impaire appelée *plume* (*b*) allongée longitudinalement et dont l'extrémité émaillée et saillante vers le bas constitue la *dent* (*d*). Deux mâchoires contiguës sont réunies par une pièce impaire, longue et plate, recourbée à son extrémité (*pièce intercalaire*, *rotule*, ou *faux*, *a*).

L'appareil se complique chez les *Cidaridés* (D). Par dessus la pièce articulaire est une autre pièce horizontale, longue et grêle (c) (*pièce en Y*, *compas* ou *étrier*) qui par une extrémité s'attache à la membrane péribuccale, et se recourbe vers le bas, en se bifurquant : les deux processus ainsi formés s'écartent de manière à maintenir à la fois deux maxillaires voisins ; chaque maxillaire se termine vers le haut par une crête aiguë (*Épiphyse articulaire*).

La constitution de l'appareil reste la même chez les *Glyphostomes* (E), mais la pièce en Y se développe davantage. De plus, les crêtes des maxillaires qui étaient libres chez les Cidaridés se développent beaucoup et forment un arc complet pour chaque mâchoire. En même temps les maxillaires sont écartés vers le haut, ce qui permet de voir extérieurement la plume sur une grande partie de sa longueur.

Parmi les Exocycles, les uns sont pourvus d'appareil masticateur et dits *Gnathostomes*. Les autres en sont dépourvus et sont nommés *Atélostomes*. Deux cas peuvent se présenter pour les Gnathostomes : ou bien l'appareil masticateur forme une pyramide dressée comme c'est le cas pour les Endocycles, d'où le nom d'*Orthognathes* (*Pygaster*, *Discoïdea*, etc.), ou bien les mâchoires sont aplaties et l'ensemble de l'appareil est surbaissé, et l'oursin est dit *Platygnathe* (Clypéastroides). A ces dénominations, M. Munier-Chalmas en substitue d'autres plus rationnelles. Chez tous les Endocycles et les Discoïdidés, les 5 mâchoires sont égales, tandis que chez les Clypéastroïdes la symétrie bilatérale est réalisée : il existe une mâchoire plus forte, située en arrière et les autres décroissent progressivement en restant égales deux à deux. Les Échinides du premier type sont dits *Homognathes* et les autres *Hétérognathes*.

L'appareil masticateur des *Hétérognathes* est constitué plus simplement que les autres (fig. 112) : les mâchoires sont formées de deux maxillaires, triangulaires, surbaissés. Chacun de ces maxillaires présente un bord interne, qui, soudé à son congénère forme une crête sur la face dorsale de la mâchoire, et un bord interne beaucoup plus élevé, découpé en feuillets irréguliers. La pyramide constituée par l'ensemble des mâchoires est plus élevée chez les Clypéastres que chez les Scutelles.

Apophyses myophores. — Parmi les muscles compliqués qui font mouvoir les pièces dont se compose l'appareil masticateur d'un Oursin, les plus volumineux s'insèrent à l'extérieur des mâchoires et vont aboutir aux parties du test saillantes dans la cavité du corps, entourant le péristome, qu'on nomme *apophyses myophores*, ou improprement *auricules* (fig. 111 et 112, *a m*). Ces apophyses sont au nombre de 10 chez les Endocycles : chacune d'elles est supportée par la dernière plaque d'une rangée ambulacraire (fig. 111, E). Mais parfois aussi elles dépendent des plaques interambulacraires (D). C'est un bon exemple d'adapta-

tion d'organes non homologues à une même fonction. Les apophyses myophores se soudent fréquemment par paires, de manière à former un arceau au-dessous duquel passent les canaux et les nerfs ambulacraires. Dans les deux cas, elles s'élargissent parfois sur leur côté de manière à former une crête continue tout autour du péristome (E).

Les apophyses myophores des *Hétérognathes* se réduisent à 5 petites saillies situées dans les interambulacres (fig. 112, C).

Les *Atélostomes* ne sont, au point de vue de l'appareil masticateur, reliés aux Gnathostomes par aucune transition : on ne connaît pas de cas où cet appareil soit rudimentaire.

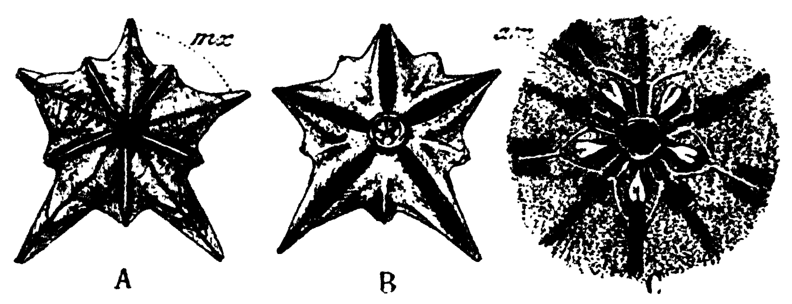


Fig. 112. — Appareil masticateur de *Mellita testudinata* Kl. (actuel), d'après un exemplaire de la collection du Muséum. — A, l'appareil masticateur vu par la face dorsale ; *mx*, l'une des mâchoires. — B, le même, vu par la face ventrale. — C, région péristomale, vue de l'intérieur, l'appareil masticateur étant enlevé : *am*, apophyse myophore (Le genre choisi est un de ceux où les maxillaires sont le plus différents).

Il est parfois difficile de reconnaître chez les Oursins fossiles la présence ou l'absence de mâchoires, car ces organes se conservent difficilement : mais la présence d'apophyses myophores permet, lorsqu'elle est constatée, de lever la difficulté. Néanmoins le doute subsiste encore dans quelques cas (*Echinoconus*).

Périprocte (1). — Le périprocte est la région où s'ouvre l'anus : il constitue chez les Endocycles une aire circulaire au centre de l'appareil apical, et chez les Exocycles une aire creusée entre des plaques coronales interambulacraires. Chez l'animal vivant, cette région est recouverte par une membrane renforcée par des plaques *périproctales* généralement très petites, souvent écailleuses. A l'origine, le périprocte est occupé par une seule plaque à laquelle viennent s'adjoindre dans le cours du

(1) La remarque faite plus haut (p. 259, note 1) à propos du péristome s'applique également au périprocte.

développement de nombreuses autres plaques qui apparaissent près du bord du périprocte.

Variations de position du périprocte. — Nous avons vu que le périprocte est situé ou bien au centre de l'appareil apical, ou bien en dehors, dans la zone interambulacraire postérieure, à une distance très variable de l'apex. On peut suivre pas à pas, comme l'a montré Lovén (1), le processus de ce déplacement (fig. 113).

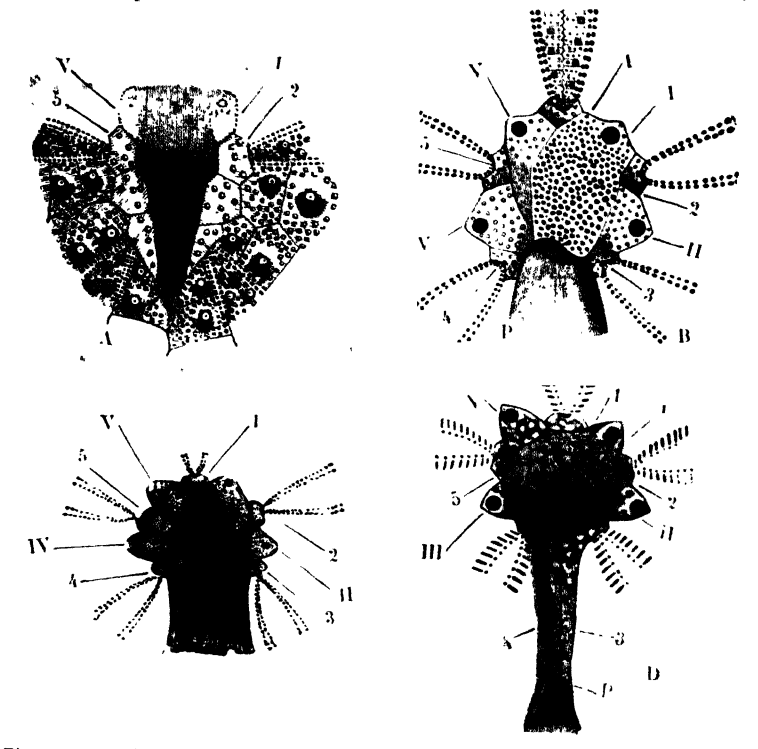


Fig. 113. — Passage des Endocycles aux Exocycles. — A, *Pseudodiadema Bourgueti* Des. Néocomien. — B, *Pygaster umbrella* Ag. Rauracien. — C, *Galeropygus agaricoïdes* Forbes. Toarcien. — D, *Clypeus Trigeri* Cott. Bajocien. — I, plaque hydrophore. — II, IV, V, plaques basales. — 1, 2, 3, 4, 5, plaques radiales. — P périprocte (d'après COTTEAU).

La sortie du périprocte en dehors de l'appareil apical commence à s'indiquer dans quelques Diadematidés : *Pseudodiadema Bourgueti* Desor (Néocomien) (A). *Heterodiadema libycum* Ag. (Turonien, etc.). Dans le premier de ces types, on voit nettement le périprocte, entouré par les plaques apicales, s'allonger en arrière dans l'interradius impair, et se glisser entre les plaques

(1) Lovén, *Étude sur les Échinoïdés* (*Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl.* 1872).

radiales 3 et 4 : la plaque basale III qui occupe normalement cette position a disparu. Le processus s'exagère dans le genre *Pygaster* (fig. 113, B, et 114, A), l'un des plus anciens de tous les Exocycles (Lias) et qui, à la vérité, est antérieur aux formes de transition que nous venons de citer. Dans quelques espèces, la partie antérieure, élargie, du périprocte, est encore en contact avec l'appareil apical, dont les plaques sont comme étirées en longueur, surtout la plaque hydrophore. Dans d'autres espèces, le périprocte a quitté complètement l'appareil apical, et se trouve à une distance variable du sommet, dans un sillon interradial.

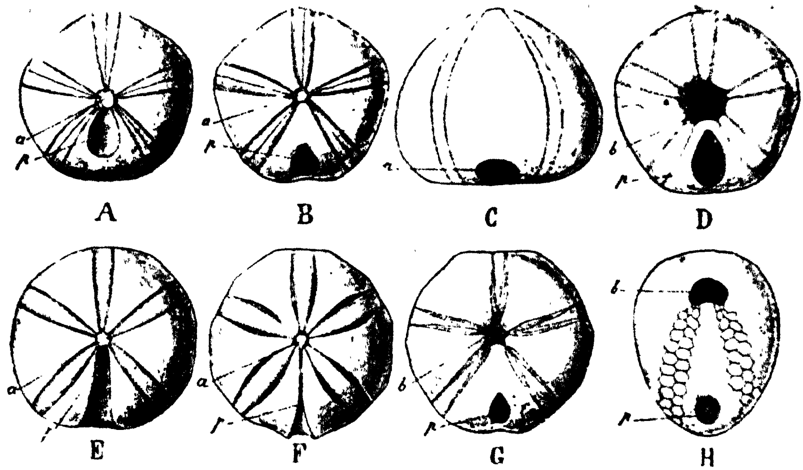


Fig. 114. — Variations de position du périprocte chez les Échinides exocycles. — A-D, Gnathostomes ; E-H, Atélostomes.

A, *Pygaster umbrella* Ag. ; B, *Pileus hemisphericus* Des. Rauracien ; C, *Echinoconus hemisphericus* ; D, *Holectypus depressus* Desor, Bajocien ; E, *Clypeus Martini* Cott. Bathonien ; F, *Clypeus Davoustianus* Cott. Bathonien ; G, *Pygurus depressus* Ag. ; H, *Ananchytes ovata* Leske. — *a*, appareil apical ; *b*, péristome ; *p*, périprocte (schématisé d'après Cotteau).

L'appareil apical s'est naturellement refermé et la plaque basale III peut, ou bien reparaître, ou bien rester absente. Quand le périprocte reste sur la face dorsale du corps, il est dit *supère* (*Pygaster*, *Pileus*, fig. 114, B), mais il peut être aussi *marginal* (*Echinoconus*, fig. 114, C), ou même *infère* quand il a passé sur la face ventrale (*Holectypus*, *Discoidea*, fig. 114, D).

Le même phénomène a dû se produire à des époques différentes aux dépens de groupes très distincts : c'est ce qui a lieu chez les Atélostomes. Parmi les Clypéidés, les genres *Galeropygus* et *Hyboclypus* (fig. 112, C) du Jurassique inférieur et moyen ont le périprocte contigu à l'appareil apical ; le périprocte s'éloigne au contraire chez *Galeroclypeus*, *Pachyclypeus*, etc., et

devient ventral chez *Echinoneus*, les *Ananchytidés* (fig. 115), etc. Les nombreuses espèces du genre *Clypeus* (fig. 113, D et 114, E, F) montrent également les mêmes variations. On peut dire que, sauf quelques exceptions (*Pygurus*), le périprocte est d'autant plus éloigné de l'appareil apical que les formes considérées sont plus récentes.

Appareil apical. *1° Endocycles.* — L'appareil apical de tous les Échinides Endocycles secondaires, tertiaires et actuels, à part un très petit nombre d'espèces, est constitué suivant le type que nous avons décrit plus haut : il y a un premier cycle de 5 basales, et un second cycle de 5 radiales alternant avec les premières. Mais cette disposition, que l'on peut considérer comme normale, ne semble pas représenter le type *primitif* (1). Quoique l'appareil apical des Échinides *paléozoïques* soit malheureusement trop peu connu, on ne peut pas le rattacher exactement au plan que nous venons de décrire. Dans presque tous les genres où il a été trouvé, il présente au moins un cycle de 10 pièces qui correspondent aux plaques basales et radiales.

Chez *Melonites* par exemple (fig. 105, A) les 5 pièces interradiales sont grandes et percées de 2 à 5 pores ; les 5 radiales, plus petites, alternent avec elles et portent 2 pores très fins. A l'intérieur d'un cycle du même genre, existent chez *Palæchinus* (C) deux autres cycles de 10 plaques : celles du cycle externe sont dans le prolongement de chacune des 10 grandes plaques precitées; celles du cycle interne alternent avec les précédentes. On voit bien, il est vrai, chez *Bothriocidaris* (B) 5 des plaques perforées devenir plus petites et atteindre la région centrale seulement par un angle ; mais ce sont précisément les plaques interradiales qui sont ainsi refoulées vers l'extérieur, tandis que chez les Oursins ordinaires les 5 plaques du cycle externe sont radiales. Ajoutons enfin que, dans un seul cas, on a pu constater une tendance à la disposition dicyclique. Dans un exemplaire de *Palæchinus sphæricus*, Duncan a vu les plaques radiales, triangulaires, s'intercaler entre les basales seulement à la périphérie du système (2). Comme on ne connait pas de Palæoéchinide dicyclique, on est amené, avec Neumayr, à considérer le type monocyclique à 10 plaques comme primitif, et à admettre que les 5 plaques radiales ont été refoulées à l'extérieur par le développement des 5 interradiales (2).

Le type monocyclique a d'ailleurs une tendance à reparaître dans des formes beaucoup plus récentes qui sont normalement dicycliques : ainsi dans *Cidaris coronata* du Rauracien (fig. 126), et dans quelques autres espèces de ce même genre dicyclique, toutes les plaques pénètrent jusqu'au périprocte, et l'on connaît des types de passage où les plaques radiales s'insinuent seulement par un prolongement aigu. La pénétration reste incomplète chez *Hemicidaris Pellati*, où elle n'a lieu que dans la portion postérieure de l'appareil apical : la plaque basale III est séparée des plaques II et IV par les radiales 3 et 4.

(1) M. Munier-Chalmas pense au contraire que le type dicyclique est fondamental chez les Échinides, et que s'il n'a pas été retrouvé chez les Paléozoïques, cela tient à des chevauchements de plaques fréquents chez les fossiles des terrains primaires.

(2) Duncan, *Anatomy of Palæchinus. Ann. Mag. nat. History*, 1889.

2° *Exocycles.* — L'appareil apical des Exocycles se déduit naturellement du type endocycle. Les choses se passent comme si le périprocte avait réellement occupé, dans ces animaux, le centre de l'appareil apical. et s'était retiré ensuite peu à peu en arrière (fig. 113 et 114). Les cas de transition se voient bien dans certaines espèces de *Pygaster*, de *Galeropygus* (fig. 116, 3), de *Clypeus*. L'appareil apical est encore contigu à la partie antérieure du périprocte, et la plaque hydrophore s'est prolongée en arrière pour rester en contact avec lui. La sortie du périprocte

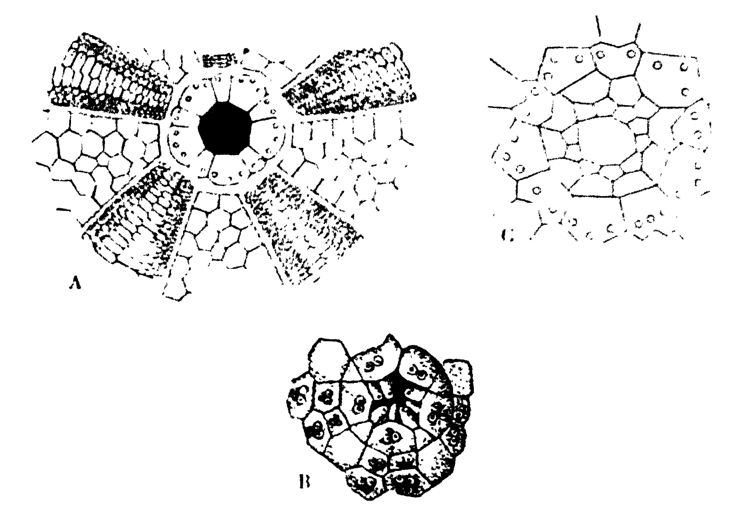


Fig. 115. — Appareil apical des Échinides paléozoïques. — A, *Melonites multiporus* Norw. Carbonifère (Meek et Worthen). — B, *Bothriocidaris Pahleni* Schm. Ordovicien (Schmidt). — C, *Palæchinus elegans* M'Coy Carbonifère (Bailey).

a entraîné la disparition de la plaque basale postérieure III. Dans les espèces où le périprocte est plus éloigné de l'appareil apical, celui-ci s'est refermé. Dans quelques cas (*Discoidea*, *Holectypus*) la plaque basale III a reparu (fig. 116, 2), et l'appareil diffère de celui d'un Échinide Endocycle seulement en ce que la plaque hydrophore s'est agrandie et occupe l'espace central qu'avait dans ce groupe le périprocte. L'appareil apical est alors dit *pentabasal*.

Mais plus fréquemment la plaque III ne reparaît pas, et l'appareil est *tétrabasal*. Les radiales 3 et 4 sont alors contiguës. Dans ce cas, la plaque hydrophore peut conserver la grandeur des autres plaques (*Pyrina*, fig. 116, 4) ou bien devenir comme précédemment très volumineuse, et occuper tout le centre de

l'appareil. Mais elle peut prendre encore un plus grand développement. Chez un certain nombre de *Spatangidés* (*Schizaster*, *Ditremaster*, etc., fig. 116, 8), elle s'insinue entre les radiales 3 et 4, et se prolonge loin en arrière du reste de l'appareil apical qu'elle traverse ainsi complètement.

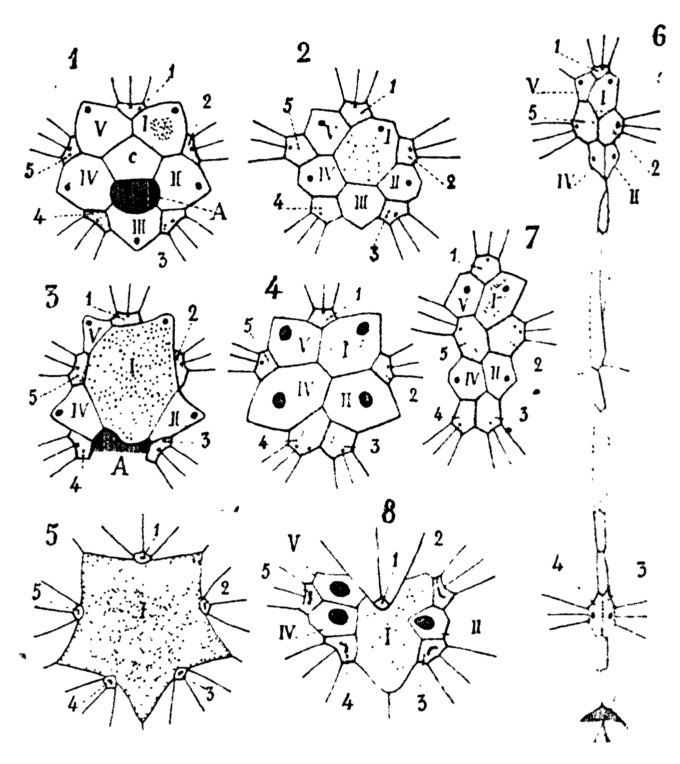


Fig. 116. — Modifications de l'appareil apical chez les Salénides et les Exocycles, types d'Oursins vivants et fossiles. — 1, *Peltastes*. — 2, *Holectypus Cenomanensis* Des. — 3, *Galeropygus*. — 4, *Pyrina icaunensis* Lor. — 5, *Clypeaster*. — 6, *Collyrites*. — 7, *Holaster subglobosus* Ag. — 8, *Schizaster fragilis* D. et K. — I, II, III, IV, V, plaques génitales ou *basales*. — 1, 2, 3, 4, 5, plaques neurales ou *radiales*. — I, plaque madréporique ou *hydrophore*. — C, plaque centro-dorsale. — A, périprocte (Lovén).

Chez les *Clypéastridés* et les *Echinolampadidés*, le cycle des basales se réduit à une plaque unique à 5 branches, logeant à chaque angle l'une des 5 plaques radiales (5). Cette pièce centrale est percée d'hydrotrèmes sur toute sa surface, et porte en général à chaque pointe un pore génital. Il semblerait naturel de considérer cette plaque comme résultant de la soudure des 5 plaques basales : cependant M. Munier-Chalmas pense qu'il y a

ou plutôt avortement de 4 plaques, et appelle *monobasal* l'appareil ainsi réduit.

Si maintenant nous revenons aux formes comme *Pyrina* (fig. 116, 4), où la plaque hydrophore n'est guère plus développée que les autres, ces formes peuvent être considérées comme le point de départ d'une nouvelle série. Le phénomène de pénétration des radiales entre les basales, déjà constaté chez les Endocycles à titre d'exception, devient ici très fréquent, et produit un appareil apical *intercalaire*. Ce cas est réalisé chez quelques *Clypeidés* (*Hyboclypus*), et chez tous les *Holasteridés* (7). Les choses se passent comme s'il y avait eu étirement dans le sens longitudinal et compression dans le sens latéral.

Le processus auquel nous faisons allusion est poussé bien plus loin dans le petit groupe des *Dysasteridés* (6). L'appareil apical est *disjoint*, c'est-à-dire que les deux plaques radiales postérieures sont séparées du reste de l'appareil par une longue série de pièces intercalaires. Par suite le bivium et le trivium ne partent pas du même point. La portion antérieure de l'appareil apical reste compacte chez *Dysaster*, c'est-à-dire que les 4 basales sont contiguës, tandis qu'elle est intercalaire chez *Collyrites*.

Répartition des hydrotrèmes. — Nous avons vu qu'en général une seule des plaques apicales (la plaque basale antérieure droite) est percée de pores ou *hydrotrèmes* permettant l'accès de l'eau dans l'organe central de l'appareil aquifère. De nombreuses exceptions à cette règle ont été signalées par Cotteau, Loriol, Janet et Cuénot (1), etc. Les hydrotrèmes peuvent se trouver sur d'autres plaques basales : ce fait est lié à une extension plus ou moins grande de la petite poche sous-jacente à la plaque hydrophore où débouche le canal de sable. Ces variations sont en général des anomalies individuelles, mais dans quelques groupes crétacés, existent des modifications qui doivent être considérées comme spécifiques (2). Ainsi tous les individus de *Discoidea infera* et de *D. cylindrica* ont des pores sur les 5 plaques basales. Chez *Echinoconus subrotondus* on en trouve sur 4, 3, 2 ou sur une seule plaque. Dans ce cas on peut, en comptant le nombre total des pores, vérifier que ce nombre diminue progressivement quand ils se répartissent sur un moins grand nombre de plaques : il y a donc eu disparition et non pas concentration des pores aquifères. De plus, il est prouvé que l'extension des pores se fait toujours, à partir de la plaque hydrophore, sur les plaques qui sont le plus voisines de celles-ci, quelle que soit d'ailleurs leur nature (Munier-Chalmas).

Disposition des ouvertures génitales. — L'appareil apical des *Paléoéchinides* est trop imparfaitement connu pour qu'on puisse y distinguer avec certitude, dans tous les cas, les pores génitaux des ouvertures d'autre nature. On sait seulement que le nombre de ces pores n'a rien de constant. Chez *Bothriocidaris*, il existe probablement 1 pore sur chacune des 10 plaques qui constituent l'appareil apical. Chez *Perischodomus* on trouve 6 à 8 pores sur

(1) Ch. Janet et L. Cuénot, *Bull. Soc. Géol. de France*, 3e série, t. XIX, page 295.

(2) Munier-Chalmas, *Comptes rendus Acad.* 23 nov. 1885.

chacune des 5 plaques basales; il y en a encore 4 ou 5 chez *Melonites.*

Chez les *Néoéchinides*, on trouve normalement un pore génital sur chaque plaque basale. Dans quelques cas, le pore d'une plaque peut se dédoubler; ce fait semble dû simplement à des anomalies individuelles et il n'a rien de constant; chez les *Cidaris* où il est particulièrement fréquent, on suit graduellement la marche des phénomènes: on peut trouver un pore bilobé, ou deux pores dans une même fossette, ou deux pores éloignés (1). On trouve même parfois plusieurs pores sur une même plaque chez *Pellastes stellulatus* et *Hemicidaris Rathieri* (Lambert). Il est bien évident que lorsque la plaque basale postérieure disparaît dans un Échinide, l'ouverture génitale disparaît aussi; mais il peut se faire que le nombre des ouvertures soit encore plus petit que le nombre des plaques : certains Échinides crétacés n'ont que 3 pores génitaux (*Isaster, Isopneustes, Cyclaster, Pericosmus*) ou même 2 (*Ditremaster*). C'est toujours le pore de la plaque hydrophore qui disparaît le premier; le suivant est celui de la plaque basale antérieure gauche, ce qui rétablit la symétrie bilatérale.

Rangées méridiennes de plaques. — Au point de vue de la disposition des rangées méridiennes de plaques *coronales*, les

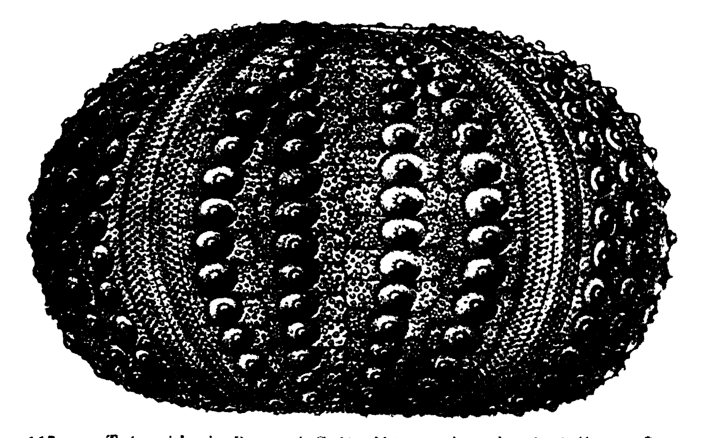


Fig. 117. — *Tetracidaris Reynesi* Cott. Néocomien de Castellane (COTTEAU).

Échinides ont été répartis dans deux grandes divisions. Tous les Échinides qui ont apparu à partir de l'époque triasique ou *Néoéchinides* présentent, à part une exception, 5 zones ambulacraires alternant avec 5 zones interambulacraires. Chacune d'elles est toujours composée de 2 rangées de plaques. Les Oursins qui présentent ce caractère sont appelés *Diplacidés* (Munier-Chalmas). L'ensemble du test est composé de 20 rangées méridiennes. Au contraire chez tous les Oursins paléozoïques ou *Paléoéchinides*, le nombre des rangées méridiennes n'est jamais égal à 20. Il est d'ailleurs remarquablement inconstant, dans une zone anambulacraire on peut compter de 5 à 9 rangées de

(1) Ch. Janet et L. Cuénot, *loc. cit.*

plaques. Les genres qui présentent ce caractère (*Lepidocentrus*, *Perischodomus*, *Melonites*, *Palæchinus*) peuvent être appelés *Polyplacidés* (fig. 118, A et B). Les *Archæocidaris* (fig. 118, C) et *Tetracidaris* ont 4 rangées de plaques anambulacraires : ce sont les *Tetraplacidés* (fig. 117).

Le genre *Tetracidaris*, le dernier représentant d'un groupe si important à l'époque paléozoïque, se trouve dans le terrain Néocomien. Il n'y a pas de *Diplacidés* dans les terrains anciens, mais on y trouve des *Monoplaxidés* : *Bothriocidaris* (fig. 118, D) n'a qu'une rangée de plaques interambulacraires, tandis que les zones ambulacraires sont formées de 2 rangées de plaques.

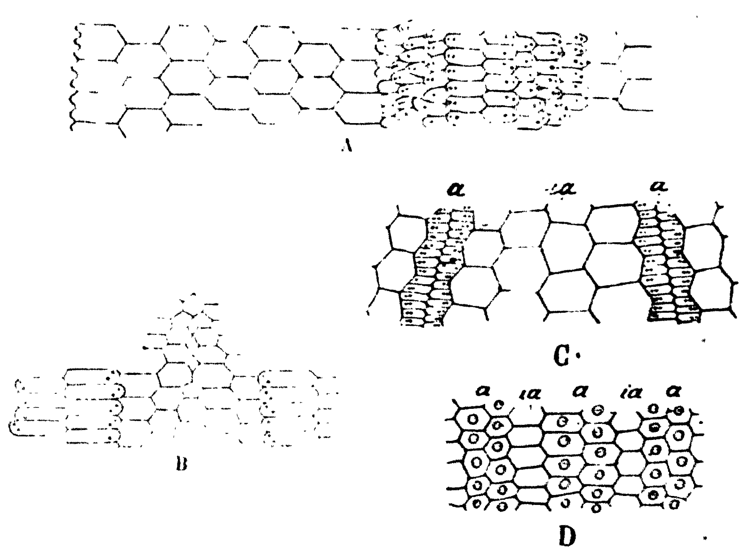


Fig. 118. — Disposition des plaques coronales chez les Échinides Paléozoïques. — A et B. Polyplacidés. A, *Melonites multiporus* Norw. (Rœmer). — B, *Palæchinus elegans* M'Coy (Baily). — C, Tétraplacidés. *Archæocidaris Wortheni* Hall. (Hall). — D, Monoplacides. *Bothriocidaris Pahleni* Schm. (F. Schmidt). — *a*, zone ambulacraire ; *ia*, zone interambulacraire.

Dans les *Polyplacidés*, le nombre des plaques n'est pas constant sur un même individu suivant la région à laquelle on s'adresse ; dans la partie voisine du pôle apical, chaque zone anambulacraire se termine par une seule plaque qui en occupe toute la largeur ; immédiatement après, on trouve successivement sur une même ligne horizontale 2 plaques, puis successivement 2, 3, 3, 4, 4, etc., les rangées nouvelles s'intercalant simplement entre les anciennes (fig. 118, B).

Le nombre des rangées de plaques ambulacraires est plus

constant : il est presque toujours égal à 2; cependant chez les *Melonites* il y a 8 à 10 rangées et il est remarquable que chaque aire ambulacraire est encore partagée en 2 moitiés.

Formes des aires ambulacraires. — Quand les aires ambulacraires s'étendent sans modification apparente du périprocte au péristome, on dit qu'elles sont simples. Elles peuvent alors être beaucoup plus étroites que les aires interambulacraires,

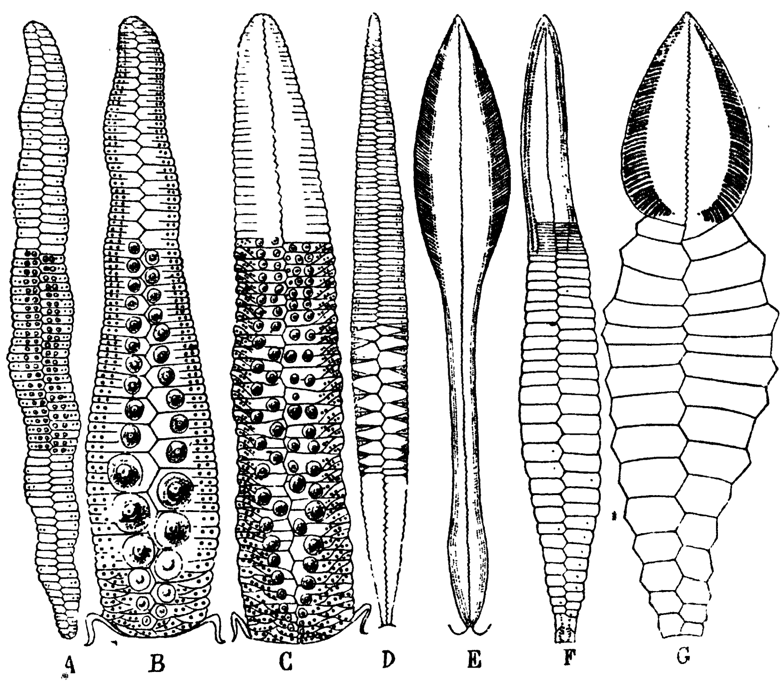


Fig. 119. — Forme des aires ambulacraires des Échinides diplacidés. — A, *Cidaris subvesiculosa* d'Orb. Sénonien. — B, *Hemicidaris crenularis* Lk. Rauracien. — C, *Stomechinus perlatus* Desm. Rauracien. — D, *Discoidea cylindrica* Ag. Cénomanien. — E, *Pygurus depressus* Ag. Bathonien et Callovien. — F, *Echinolampas oviformis* Gray. Actuel. — G, *Clypeaster rosaceus* L. Actuel.

craires, et porter des tubercules beaucoup plus petits : c'est le cas des *Cidaridés* qui sont dits *Angustistellés* (fig. 119, A). Mais chez les *Diadematidés* et les *Echinidés*, les aires ambulacraires s'élargissent beaucoup et peuvent arriver à être presque aussi larges que les autres; les tubercules qu'elles portent ont une grandeur comparable à celles des tubercules des aires interambulacraires; les Échinides de ce groupe sont dits *Latistellés*. Les transitions entre ces deux cas sont graduelles (fig. 119, B et C).

Les Exocycles peuvent aussi avoir des aires ambulacraires simples et étroites (*Pygasteridés*) (D). Mais souvent aussi des modifications interviennent sur le trajet de ces aires : Dans beaucoup de cas (*Echinolampadidés*, *Cassidulidés*), le pore externe de chaque zone porifère au lieu d'être circulaire devient ovale, ou bien s'allonge en se rétrécissant à son bord interne. Dans ce cas il peut arriver que les deux pores d'une même paire s'éloignent beaucoup l'un de l'autre, et restent reliés par une rainure plus ou moins profonde (*Pygurus*, *Clypeus*, etc.) (E). Mais lorsque ce fait se produit, la face inférieure de l'Oursin à un aspect tout différent : les pores redeviennent progressivement ovales et enfin circulaires, l'ensemble de l'aire ambulacraire se rétrécit et devient droite. L'ambulacre est alors dit *subpétaloïde*. On trouve dans les groupes divers, toutes les transitions entre les cas extrêmes (*Echinobrissus*, *Pseudodesorella*, etc.). Chez les *Échinolampadidés* (fig. 119 F), la figure formée par l'ensemble de 2 zones porifères s'arrête brusquement : les plaques de chaque zone ambulacraire deviennent très rapidement plus longues, par suite les pores, beaucoup plus espacés, sont difficilement visibles. Il est intéressant d'observer qu'il n'y en a plus qu'un sur chaque plaque. C'est là un fait tout à fait exceptionnel chez les Échinides. Chez les Clypéastres, les zones porifères s'arrêtent tout à fait, et les pores ne se retrouvent plus au delà d'un certain niveau (G). Dans ces deux cas les zones ambulacraires sont dites *pétaloïdes*, et l'on appelle *pétalodie* l'espace compris entre les deux lignes de pores d'une même zone ambulacraire. Elles sont *ouvertes* si les deux lignes de pores d'une même zone n'arrivent pas à se rejoindre; mais elles peuvent être *fermées* (Spatangidés).

Lorsque les zones porifères ne sont pas interrompues ou bien réapparaissent dans le voisinage de la bouche, il peut se faire que les zones interporifères s'élargissent et se resserrent ensuite tout près du périprocte, il se produit ainsi une figure à 5 pétales qu'on appelle *floscelle*. Elle est nette surtout chez les *Échinolampidés*, les *Conoclypidés* et les *Cassidulidés*, où des bourrelets élevés les séparent et font saillie dans la cavité pentagonale du péristome. On peut observer sur les types vivants que des faisceaux de fortes radioles garnissent ces éminences. Ces radioles convergent vers la bouche et servent à la préhension des aliments. L'apparition des floscelles se fait graduellement dans des formes à ambulacres subpétaloïdes comme *Pygurus* (fig. 119, E).

Disposition des pores sur les plaques ambulacraires. — Les pores ambulacraires sont toujours disposés 2 par 2 chez les

Échinides sauf de rares exceptions (face ventrale des *Échinolampas*). Les 2 pores géminés sont fréquemment compris dans une petite excavation ovale ou réunis par une gouttière.

Il existe typiquement une seule paire de pores sur chaque plaque ou *assule* ambulacraire. Cette disposition est permanente chez les *Cidaridés* (fig. 120, A). Mais, chez tous les autres Endocycles néozoïques, les plaques *primaires* d'une même rangée verticale peuvent se souder en plus ou moins grand nombre, de manière à former des plaques composées ou *secondaires* percées de plusieurs paires de pores. La fusion est toujours plus prononcée du côté interne de la plaque, qui porte généralement

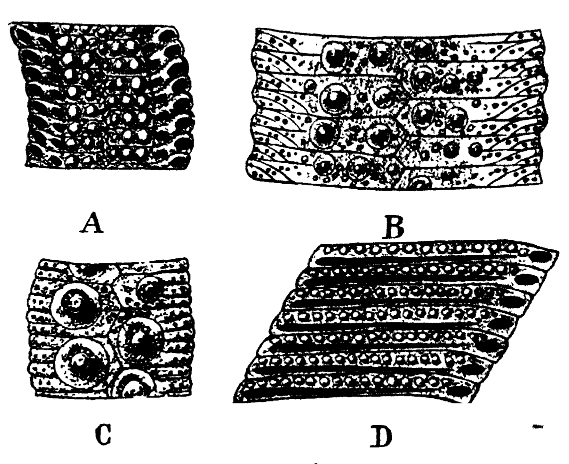


Fig. 120. — Plaques ambulacraires des Échinides. — A, *Cidaris subvesiculosa* d'Orb. Sénonien. — B, *Stomechinus perlatus* Desm. Rauracien. — C, *Hemicidaris crenularis* Lk. Rauracien. — D, *Pygurus Michelini* Cott. Bathonien (Cotteau).

de gros tubercules intéressant à la fois plusieurs plaques primaires, tandis que les lignes de suture sont ordinairement visibles du côté externe, où sont les pores ambulacraires. Ceux-ci peuvent rester rangés sur une seule double série longitudinale (*Diadématidés*, *Salénidés*, fig. 118, B). Mais déjà dans ce cas, au voisinage de la bouche, les plaques primaires chevauchent les unes sur les autres, comme si elles avaient glissé par suite de pression. Ce fait se produit chez les *Échinidés* dans toute l'étendue de la zone ambulacraire, et on trouve plusieurs doubles séries de plaques. Le nombre et la disposition des pores sur une même plaque secondaire donne de bons caractères pour la délimitation des genres dans cette famille. Dans le cas le plus simple, il n'y a que 3 paires de pores sur une

même plaque, et par suite 3 rangées longitudinales de pores (*Oligopori*). Dans d'autres cas (*Polypori*) il y a plus de 3 paires de pores par plaque (*Strongylocentrotus*, *Echinometra*). La disposition varie d'ailleurs avec la région considérée.

Mode d'union des plaques. — La plupart des Oursins ont les plaques de leur test intimement soudées latéralement de manière à ne présenter aucune mobilité. Cependant les Échinides paléozoïques font exception à cette règle : les plaques ne sont pas juxtaposées et unies par une suture perpendiculaire à la surface, mais elles débordent les unes sur les autres et sont fortement imbriqués (fig. 115, A). On a retrouvé dans les grandes profondeurs des Échinides présentant la même particularité. Ce sont les *Asthenosoma* (*Calveria*) et les *Phormosoma*. Ces deux genres ont été par suite rapprochés du genre crétacé *Echinothuria* qui seul parmi les Échinides secondaires a conservé cette propriété si caractéristique des Échinides paléozoïques (W. Thomson).

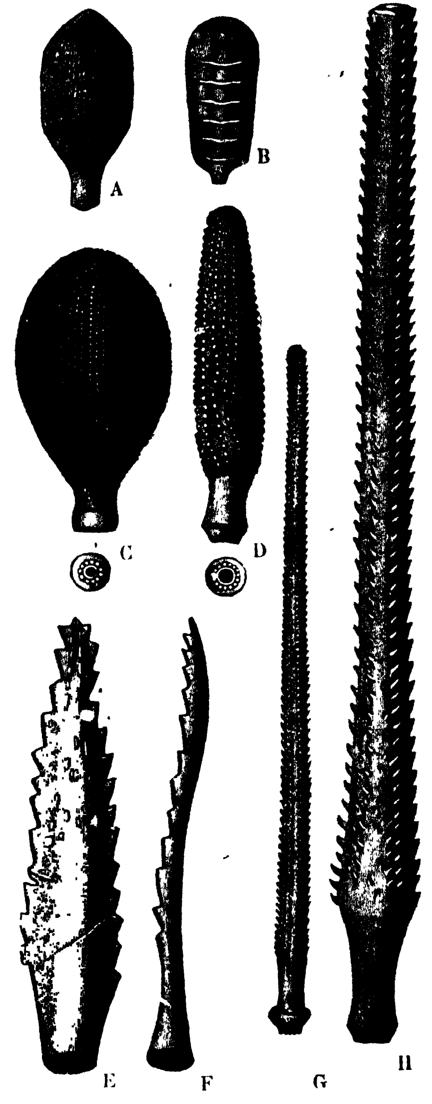


Fig. 121. — Radioles de Cidaridés. — A, *Cidaris scrobiculata* Braun. Trias. — B, *C. Rœmeri* Wissm. Trias. — C, *C. glandifera* Goldf. Jurassique. — D, *C. cervicalis* Ag. Rauracien. — E, F, *Porocidaris Veronensis* Merian. Eocène de Vérone (de face et de côté). — G, *C. Parandieri* Ag. Ptérocérien, Nattheim. — H, *Rhabdocidaris nobilis*, Ag. Callovien (Desor).

Le test des formes en question peut se déformer légèrement par suite du peu d'épaisseur et de rigidité des plaques; mais il n'est pas exact d'admettre que

les plaques puissent jouer les unes sur les autres : elles sont soudées obliquement, au lieu de l'être normalement comme dans le cas général.

Tubercules et radioles. — Tous les Échinides sont pourvus sur leur surface entière, de piquants ou radioles qui servent à la locomotion. Leur forme et leurs dimensions sont très variables : ce sont ou bien des épines coniques, de grandeur variée sur un même individu (*Échinidés*) ou bien de longues baguettes cylindriques renflées ou aplaties qui peuvent atteindre une longueur supérieure au diamètre de l'animal (*Cidaridés*) (fig. 119).

En faisant une coupe dans une radiole, on distingue 3 zones concentriques : (fig. 112) la *zone centrale* (appelée quelquefois *moelle*, formée de trabecules calcaires disposées en réseau lâche et irrégulier; tout l'intervalle est rempli de substance organique.

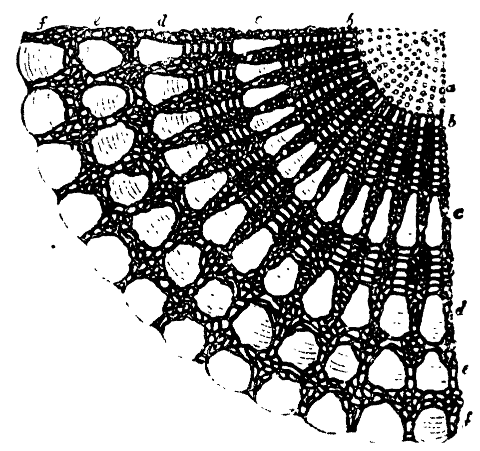


Fig. 122. — Coupe transversale d'une baguette d'Échinide. — *a*, tissu médullaire ; *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, rangées concentriques de piliers solides (CARPENTER).

Dans la *zone moyenne*, les mailles du réseau se resserrent et se régularisent.

La *zone périphérique* est formée d'une masse compacte traversée de canalicules rayonnants.

Examinons maintenant la manière dont se fait l'articulation d'une radiole avec le test. La radiole (fig. 123) présente à son extrémité proximale, par un rétrécissement suivi d'un renflement ou *tête* (k), creusée d'une *cavité articulaire* (*acetabulum*). La tête est même généralement renforcée par un bourrelet circulaire saillant (*r*). Un petit sillon, limité par une petite crête (*collerette*), se trouve un peu plus haut dans la région amincie.

Les radioles s'articulent toujours avec une surface compliquée dont nous devons examiner la position chez les *Cidaris* par exemple (fig. 123). Au centre se trouve un *tubercule* saillant, souvent percé d'un trou à sa partie supérieure. Autour on voit une couronne de petits mamelons appelés *tubercules scrobiculaires* Le nom de *scrobicule* s'applique à la région annulaire comprise entre cette couronne et le tubercule central : une petite crête circulaire divise parfois cette région en deux zones concentriques. En dehors du cercle de tubercules sont d'autres saillies plus petites, et enfin d'autres encore moins saillantes (*tubercules miliaires*) ; ces dernières sont inermes ou portent des pédicellaires. L'union des radioles avec le test se fait par le moyen de ligaments et de muscles dont l'ensemble forme une gaine épaisse qui recouvre à la fois le tubercule et la tête de la radiole.

Fascioles. — On appelle *fascioles* des zones très étroites, et continues qui forment des courbes fermées en différentes régions du test des Spantagoïdes. Ces zones sont couvertes de fines soies qu'on ne retrouve que chez les formes vivantes. Chez les fossiles on ne voit que les tubercules extrêmement fins et très régulièrement disposés qui servent à l'insertion de ces soies. La disposition des fascioles fournit de bons caractères pour la détermination des Spatangoïdes (fig. 145).

Fig. 123. — Tubercules et radioles des Cidaridés. — A, *Cidaris florigemma* Phill. Rauracien. — B, *C. Mæandrina* Ag Oolite. — C, D, *Rhabdocidaris horrida* Mér. Bathonien. — *k*, tête; *r*, anneau; *t*, tige; *am*, plaques ambulacraires; *ia*, plaque interambulacraire (Desor).

Développement. — Le développement embryonnaire des Échinides n'a pas donné jusqu'ici des résultats bien nets au point de vue de la phylogénie. Il n'en est pas de même du développement post-embryonnaire (1).

Chez les *Cidaridés*, un individu très jeune ne présente pas de grandes différences avec l'adulte : les radioles sont seulement plus larges proportionnellement, et les plaques coronales moins nombreuses. Les mêmes caractères se retrouvent chez les jeunes *Diadematidés*, qui ressemblent tout à fait à des Cidaridés : les pores sont rangés en séries verticales, et ce n'est que plus tard qu'ils se disposent en arcs.

Les *Échinidés* passent par des phases qui reproduisent les stades permanents des Cidaridés et des Diadematidés : le jeune *Strongylocentrotus* a d'abord 2 rangs de gros tubercules interambulacraires, portant de fortes radioles; les pores ambulacraires forment des rangées verticales limitant des zones droites et étroites. Plus tard les tubercules se multiplient et apparaissent dans les zones ambulacraires; celles-ci s'élargissent et les zones porifères se divisent en arcs d'abord peu prononcés. Le jeune Strongylocentrotus passe aussi par des stades correspondants aux genres *Cidaris, Hemicidaris*, *Pseudocidaris*, *Stomopneustes*.

Une autre observation très importante consiste dans la présence, chez les très jeunes Échinides, d'une plaque anale unique, qui apparaît avant même que les plaques apicales soient réunies en rosette. Cette plaque reste distincte plus ou moins longtemps, et chez *Temnopleurus* elle se voit encore à l'état adulte; ordinairement elle est perdue parmi les plaques périproctales, qui se développent successivement. C'est cette même plaque qui chez les Salénidés se développe et devient aussi grande que les plaques apicales.

Les résultats relatifs aux *Hétérognathes* ne sont pas moins importants. Agassiz a étudié surtout les Scutellidés, et en particulier le genre *Echinarachinus* qui est le représentant vivant des *Scutella* miocènes. Cette forme, extrêmement aplatie à l'état adulte, est au contraire très bombée dans le jeune âge. Elle a une forme elliptique, qui rappelle les *Echinometra*. Le péristome est supère, logé dans une petite dépression du test. Il n'existe que deux rangées de tubercules dans chaque aire, et ces rangées vont de l'apex

(1) Agassiz. *Revision of the Echini. Mém. Mus. Comp. Zool. Cambridge*, t. IX, 1872-74. — Lovén. *On Pourtalesia*, 1883.

au péristome. Les ambulacres sont réduits à 3 pores *non géminés* pour chaque zone porifère, sauf pour la zone ambulacraire antérieure qui n'en a que deux. A un stade ultérieur, le test devient plus aplati, les zones interambulacraires s'élargissent, et l'on voit apparaître d'abord les deux rangées de pores de chaque zone porifère, puis les sillons qui joignent les pores géminés. Des observations analogues ont été faites pour les jeunes *Clypeaster depressus*. Agassiz fait observer que les divers genres de Fibulariidés sont identiques à l'état adulte aux jeunes Scutellidés et Clypéastéridés; il pense même que ces formes ne sont probablement pas distinctes génériquement. Cette opinion n'est plus admise aujourd'hui; néanmoins, les Fibulariidés ont conservé des caractères embryonnaires indiscutables qui sont seulement transitoires chez les Clypéastres et les Scutelles.

On voit que les différences entre les Hétérognathes et les Homognathes sont beaucoup plus faibles dans le jeune âge qu'à l'état adulte. Malheureusement le développement de l'appareil apical des Clypéastridés n'a pas été suivi, de sorte qu'il est impossible de pousser plus loin pour le moment l'enchainement phylogénétique.

La même remarque s'applique aux *Echinolampas*. Le fait le plus important du développement d'*E. depressus* consiste en ce que les pores apparaissent d'abord en *simples rangées* : les secondes rangées n'apparaissent pas en même temps sur toutes les zones porifères; elles apparaissent en symétrie bilatérale.

Les observations de Lovén sur *Abatus cavernosus*, forme actuelle vivipare, très voisine des *Hemiaster* crétacés, et celles de Lambert (1) sur *Echinospatagus neocomiensis* d'Orb., fossile du Néocomien, ont mis en évidence un fait important qui paraît général chez les Exocycles. Le périprocte s'ouvre d'abord à une faible distance de l'apex, et s'en éloigne peu à peu par suite de l'apparition de plaques nouvelles à partir de l'apex. Chez *Abatus*, le rectum est au début dirigé vers l'apex, mais ne s'y ouvre pas; chez l'*E. neocomiensis* le plus jeune qui ait été examiné ($4^{mm}1/2$), le périprocte n'est séparé de l'apex que par 2 paires de plaques; il y en a 6 dans le même intervalle à la taille de 20^{mm}. Il est donc probable qu'à un stade encore plus jeune (2^{mm}), le périprocte est contigu à l'apex.

L'appareil apical du jeune *Echinospatagus* est peu différent de celui de l'adulte, mais il est plus compact; il a 4 basales presque égales. plus tard la plaque hydrophore se développe davantage et la plaque radiale 2 vient se glisser entre les basales 2 et 3. Les pores sont d'abord arrondis et deviennent plus tard elliptiques successivement dans certaines branches : l'*hétéronomie* est donc un caractère secondairement acquis.

§ 2. — Classification.

Caractères invoqués pour la classification. — Nous avons indiqué à propos de chacune des parties qui constitue le test de l'Oursin, comment les variations de ces parties pouvaient être utilisées pour la classification. En résumé, les principaux caractères invoqués pour la détermination des grandes coupures sont les suivants :

1° Présence ou absence des mâchoires; leur égalité ou leur inégalité.

2° Nombre des rangées de plaques dans une zone ambulacraire.

(1) Lambert. Développement d'*Echinospatagus neocomiensis*. (*Bul. Soc. Sc. de l'Yonne*, 1888.)

3° Présence ou absence d'entailles au péristome.

4° Constitution de l'appareil apical.

5° Rapports de position du périprocte avec l'appareil apical.

Pour les subdivisions moins étendues on a fait appel suivant les cas aux caractères suivants :

1° Forme des zones ambulacraires.

2° Nombre des pores sur chaque plaque ambulacraire.

3° Fascioles et floscelles.

La difficulté consiste à établir la subordination de ces caractères, et à distinguer ceux qui établissent un lien phylogénétique de ceux qui proviennent d'adaptation et de convergence.

Habituellement, on met tout à fait à part l'ensemble des Paléoéchinides qui s'opposent aux Euéchinides ou Néoéchinides, dont les zones interambulacraires ont toujours deux rangées seulement de plaques. Ces derniers sont ordinairement divisés en *Endocycles* ou Réguliers et *Exocycles* ou Irréguliers; parmi les *Exocyles* on distingue les *Gnathostomes* et les *Atélostomes*. Telle est en particulier la classification suivie dans les ouvrages classiques de Zittel, Claus, Steinmann, Nicholson.

M. Munier-Chalmas a été amené par de longues études à concevoir autrement les relations entre les diverses familles. En suivant avec soin l'évolution dans le temps d'un très grand nombre de types, il a vu que, parmi les caractères considérés comme primordiaux, les uns apparaissent brusquement sans transition apparente. C'est le cas de la suppression des mâchoires chez les Atélostomes; la plupart des autres caractères se modifient par des gradations insensibles, et varient suivant des règles identiques dans des groupes très différents dont on peut suivre pas à pas la filiation : tels sont la position du périprocte, la forme des ambulacres. Or les grandes coupures doivent être faites de manière à indiquer une variation brusque des organes importants; l'appareil masticateur est au premier rang de ceux-ci, puisque sa présence et son absence entraînement des modifications considérables dans le genre de vie de l'animal.

Par suite, on est amené à réunir en une même sous-classe sous le nom d'***Homognathes*** tous les Paléozoïques, les Endocycles et les Exocycles à mâchoires toutes semblables. Une seconde sous-classe sera constituée par les ***Hétérognathes*** et une troisième par les ***Atélostomes***.

La présence ou l'absence d'entailles au péristome a, pour ce qui concerne les Homognathes, une importance considérable puisqu'elle comporte la présence ou l'absence d'organes aussi

importants que les branchies externes. Le nombre des rangées intérambulacraires n'intervient qu'en troisième lieu : il n'y a pas lieu en effet d'opposer à ce point de vue les Néoéchinides aux Paléoéchinides, car ceux-ci forment un groupe hétérogène, et il y a autant de différence entre un *Bothriocidaris* et un *Palæchinus* qu'entre l'un de ces deux genres et un *Cidaris*.

La position du périprocte intervient enfin et permet de subdiviser les Glyphostomes.

Les ***Atélostomes*** sont classés par l'ensemble de leurs caractères, mais principalement par la constitution de l'appareil apical.

La forme simple ou pétaloïde des ambulacres considérée par Hoeckel comme d'une importance primordiale, n'a dans cette classification, qu'une valeur subordonnée : c'est en effet le caractère dont les modifications offrent la plus grande continuité et sont le plus facilement l'objet de phénomènes de convergence : on peut trouver parmi les Atélostomes et les Homognathes Exocycles des formes absolument semblables à cet égard.

1re Sous-Classe. — HOMOGNATHES.

Mâchoires semblables, dressées.

1er Ordre. — HOLOSTOMES.

Péristome entier (sans entailles par des branchies orales). Tous Endocycles réguliers.

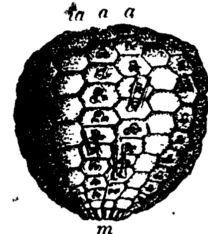


Fig. 124. — *Bothriocidaris Pahleni* Schm. Bohémien d'Esthonie. — *a*, ambulacres; *ia*, interambulacres; *m*, mâchoires (d'après Fr. Schmidt).

1er SOUS-ORDRE. — MONOPLACIDÉS.

Un seul rang de plaques aux zones interambulacraires.

Ce groupe ne renferme qu'une famille, les Bothriocidaridés, réduits au seul genre *Bothrocidaris* Eichw. (fig. 124). C'est le seul oursin connu qui n'ait qu'une seule rangée de plaques interambulacraires; anus central; appareil apical formé de dix plaques alternativement grandes et petites percées de deux pores (Ordovicien).

2e SOUS-ORDRE. — POLYPLACIDÉS.

Plusieurs rangs de plaques interambulacraires.

Lepidocentrus J. Müll. — Cinq à neuf rangs de plaques

interambulacraires, deux rangs de plaques ambulacraires. Tous les échantillons connus sont incomplets, Dévonien.

Perischodomus M'Coy. — Les plaques ambulacraires sont irrégulières, un grand nombre sont en forme de coin. Plaques génitales percées de six à huit pores.

Ces deux genres, avec *Pholidocidaris* Meek et W. et *Rhoechinus* Keep. (Carbonifère) forment le groupe des Lépidocentridés où les plaques interambulacraires portent des tubercules.

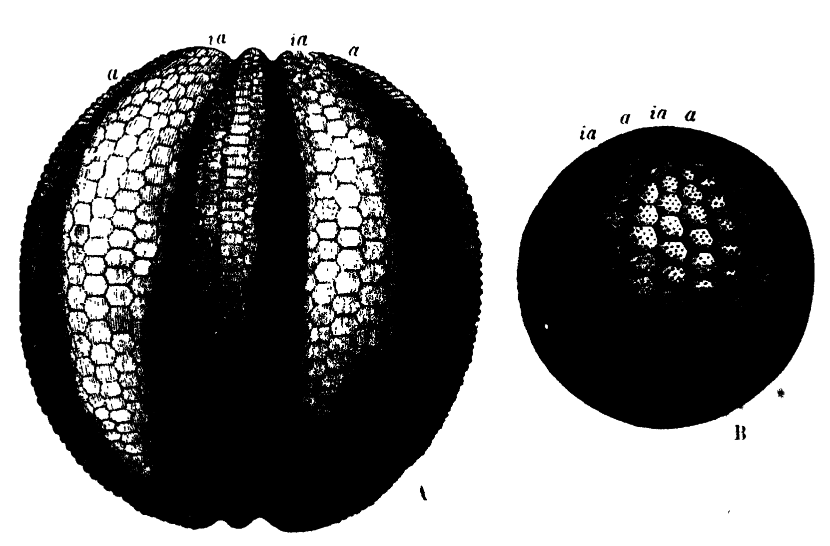


Fig. 125. — Melonitidés — A, *Melonites multiporus* Norw. Carbonifère d'Amérique (Roemer). — B, *Palæchinus elegans* M'Coy. Carbonifère, Irlande : — *a*, ambulacres : *ia*, interambulacres (Baily).

Chez les Melonitidés (fig. 118), ces plaques sont seulement couvertes de granules. Dans le genre *Melonites* (fig. 125), Norw. et Owen (Carbonifère) les aires ambulacraires ont 8-10 rangées de plaques divisées en 2 moitiés (A). Il n'y a que 2 rangées, très régulières, chez *Palæchinus*, Scouler (Bohémien et Carbonifère) (B).

3e SOUS-ORDRE. — TÉTRAPLACIDÉS.

4 rangs de plaques interambulacraires.

Les Archæocidaridés accusent une transition manifeste des types précédents aux Oursins plus récents. Toutes les plaques ambulacraires sont pourvues d'un gros tubercule portant une radiole volumineuse, caractère que nous retrouvons chez les *Cidaridés*.

Dans *Archæocidaris* M'Coy le mamelon est même entouré d'une dépression scrobiculaire, et la plaque est limitée par une crête granuleuse. Les zones ambulacraires sont étroites, flexueuses et rappellent tout à fait celles des Cidaridés. Mais les plaques sont toujours imbriquées et disposées sur plusieurs rangées dans les interambulacres : il y a 3-8 rangées chez *Archæocidaris*, 8 au moins chez *Lepidocidaris* M. et W, 9-11 chez *Lepidechinus* Hall. Ce dernier genre apparaît dans le Dévonien; les deux autres dans le Carbonifère.

Eocidaris Desor va du Dévonien au Permien: il n'est connu que par des plaques isolées. Il est souvent considéré comme un véritable Cidaridé.

Le représentant le plus récent de cette série des Tétraplacidés, est le genre *Tetracidaris* Cott. (Néocomien de Castellane), qui constitue le type unique de la famille des Tétracidaridés (fig. 115). Cet Oursin ne diffère d'un Cidaridé véritable que par le fait que les zones ou ambulacraires sont composées de 4 rangées de plaques alternant avec une grande régularité. Il est intéressant de constaster que l'unique espèce qui compose ce groupe est plus récente que les Cidaridés typiques (*T. Reynesi* Cott.), et ne peut être considérée comme un terme de passage.

4e SOUS-ORDRE. — DIPLACIDÉS.

Deux rangées de plaques aux zones ambulacraires et aux zones anambulacraires.

Ce sous-ordre comprend les Holostomes mésozoïques et néozoïques sauf le genre *Tetracidaris;* il ne contient pas un type paléozoïque.

1re FAMILLE. — CIDARIDÉS.

Péristome recouvert par 10 rangées de petites plaquettes imbriquées. Les zones ambulacraires sont étroites, parfois sinueuses; les zones anambulacraires se composent de grandes plaques ornées d'un gros tubercule qui porte de fortes radioles, et de nombreux petits tubercules (fig. 126).

Cidaris Klein. C'est là une des formes les plus communes dans tous les terrains depuis le Trias jusqu'à l'époque actuelle. Il est encore vivant dans les mers chaudes. Les radioles sont extrêmement volumineuses, et de formes très variées, cylindrique, en forme de gland, fuseau, etc. (fig. 121). Elles sont garnies de pointes disposées en séries longitudinales. On a longtemps rapporté provisoirement au genre *Cidaris* toutes les formes de

radioles qui présentent cette particularité et qui n'appartenaient pas manifestement à un genre défini dont les radioles fussent bien connues. On a réussi peu à peu à les répartir dans les divers genres de la famille, d'ailleurs très voisins les uns des autres.

Au sens strict, le genre *Cidaris* est caractérisé par ses zones porifères ondulées et étroites, où les pores ambulacraires sont très rapprochés et non réunis par un sillon.

Les autres genres de la famille diffèrent en général peu du précédent : *Rhabdocidaris* Desor (Jurassique et Crétacé) a des zones porifères plus larges, les pores plus écartés et réunis par un sillon (fig. 121, D). Chez *Porocidaris* Desor, les tubercules sont entourés d'un cercle de pores. *Orthocidaris* Cott., dont le péristome est de petite taille, les tubercules peu développés et les aires ambulacraires droites, annonce en quelque sorte des caractères qui deviendront permanents chez les Glyphostomes. — *Diplocidaris* Desor, seul parmi les Holostomes, a les pores ambulacraires disposés par doubles paires sur chaque rangée.

Fig. 126. — *Cidaris coronata* Schl. Kimmeridgien. — A, Face apicale. — B, plaque interambulacraire isolée. — C, plaques ambulacraires. — D, région buccale, de profil. — E, F, mâchoire, de face et de profil. — *a*, anus (central); *g*, plaque basale ; *o*, plaque radiale; *pl*, plaques péristomales (autour de l'anus) ; — *k*, *k'*, maxillaires ; *z*, dent.

2° FAMILLE. — ÉCHINOTHURIDÉS.

Cette famille est remarquable par l'imbrication des plaquettes dont se compose le test. Ce caractère, on l'a vu, était constant chez les Échinides paléozoïques; on est donc en droit de considérer sa présence dans les trois genres dont se compose la famille des Échinothurides, comme un rappel de forme ancestrale. *Echinothuria* S. Woodw. est un genre crétacé. *Asthenosoma* Grube ou *Calveria* W. Thoms. a été retrouvé en grande abondance entre 1000 et 15000 mètres de profondeur.

2e Ordre. — GLYPHOSTOMES.

Oursins réguliers ou irréguliers, dont le péristome forme dans le test des échancrures destinées au passage des branchies buccales.

1er SOUS-ORDRE. — GLYPHOSTOMES ENDOCYCLES.

Anus à l'intérieur de l'appareil apical.

1re FAMILLE. — SALÉNIDÉS.

Cette famille curieuse présente un caractère tout à fait exceptionnel chez les Échinides : c'est la présence de plaques apicales surnuméraires au centre de l'appareil apical ; l'une de ces

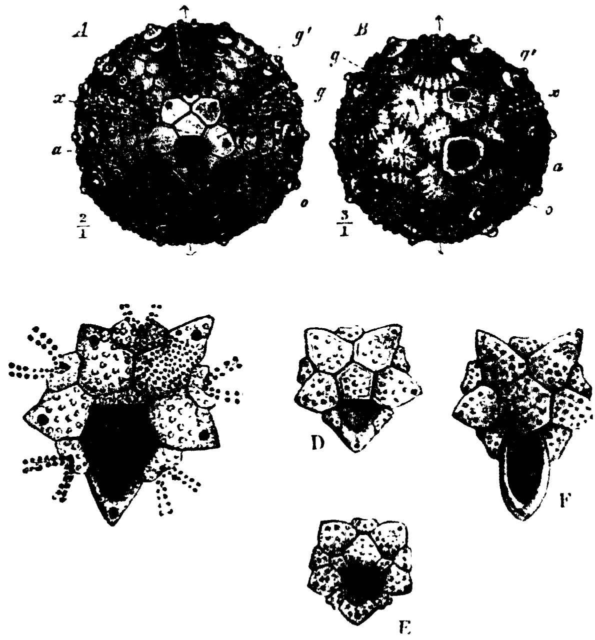


Fig. 127. — Salénidés. — A, *Peltastes spinosa* Ag. Bathonien. — B, *Salenia Prestensis* Des. Aptien du Dauphiné. — *a*, périprocte ; *g*, plaques basales ; *g'*, plaque hydrophore ; *o*, plaques radiales ; *x*, plaque centrale. — C D, E, F, appareils apicaux. — C, *Acrosalenia patella* Desor. Crétacé. — D, *Acrosalenia spinosa* Ag. Bathonien. — E, *Acrosalenia Loweana* Wright Bathonien — F, *Acrosalenia decorata* Haime, Rauracien (WRIGHT).

plaques est l'homologue d'une plaque *anale* qu'on retrouve chez les Échinides. Le périprocte est rejeté de côté et intéresse à la fois plusieurs plaques ; il n'est plus *au centre* de l'appareil apical, mais il est encore *à l'intérieur* de celui-ci (fig. 127). La plaque hydrophore présente tantôt de nombreux pores, comme à l'ordinaire (*Acrosalenia*), tantôt une simple fente oblique (*Peltates*, *Salenia*, etc.).

Pseudosalenia Cott. (Jurassique), *Peltates* Ag. (Crétacé) et *Salenia* Gray (Crétacé, Tertiaire, actuel) se rapprochent des Cidarides : les ambulacres sont étroits, flexueux, et le péristome est faiblement entaillé. Ces genres n'ont qu'une plaque apicale surnuméraire. Au contraire, *Acrosalenia* Ag. (Lias, Jurassique) rappelle plutôt les Diadématidés : les ambulacres sont droits, s'élargissent près du péristome et présentent des tubercules ; les entailles du péristome sont très marquées. — L'appareil apical contient plusieurs plaques surnuméraires. La famille des Salénidés est un groupe synthétique des plus intéressants : elle réunit des caractères de plusieurs ordres ; en particulier la réapparition des plaques centrales est un rappel de forme ancestrale des plus curieux.

2e FAMILLE. — DIADÉMATIDÉS.

Divers types de cette famille la rattachent étroitement à celle des Cidaridés, avec laquelle elle apparait dans le Trias. Le caractère distinctif essentiel est la présence des entailles au péristome et la largeur des zones ambulacraires, qui sont droites et contiennent des tubercules. Le test est encore orné de gros tubercules peu nombreux, et portant de fortes radioles.

Les zones ambulacraires subissent des variations graduelles qui les éloignent peu à peu de celles des Cidarides : dans plusieurs genres tels que *Heterocidaris* Cott., les zones ambulacraires sont étroites; dans *Hemicidaris* Ag., elles s'élargissent un peu et de petits tubercules se manifestent en dedans des lignes de pores. Ces tubercules ne se voient que dans le voisinage de la bouche chez *Codiopsis;* ils grossissent beaucoup et deviennent aussi importants que ceux des aires anambulacraires chez *Phymechinus* Desor, *Acrocidaris* Ag., *Pseudodiadema* Desor (fig. 126), les zones ambulacraires s'élargissent par suite de ce processus. Un caractère général chez les Diadématidés consiste en ce que les plaques ambulacraires ne sont plus des plaquettes primitives portant une paire de pores comme chez les Cidaridés, mais des plaques composées : les plaquettes primitives ne sont distinctes que vers le bord externe, où les pores sont disposés par paires sur une seule rangée longitudinale. Du côté interne, chaque plaque composée porte un tubercule plus ou moins gros.

Nous voyons ainsi chez les Diadématidés un acheminement à la disposition qui va s'exagérer et se manifester d'une manière constante dans les Échinidés. Le groupe en question fait donc manifestement la transition entre cette famille et celle des Cidaridés d'où elle dérive manifestement. Ses limites ne sont pas même bien régulièrement tracées, et plus d'un intermédiaire intéressant existe entre les Cidaridés et les Diadématidés. Ainsi *Microdiadema* Cott. du Lias, *Arbacia* Ag. (Actuel) et d'autres formes sont des Diadématidés par leurs zones ambulacraires portant les mêmes tubercules que les zones anambulacraires, tandis que les

entailles du péristome sont encore très peu indiquées. *Heterocidaris*, au contraire, a les zones ambulacraires d'un Cidaris et la bouche d'un Glyphostome. Le type de passage le plus intéressant est une forme d'*Hemipedina* pour laquelle Neumayr a fait le genre *Mesodiadema* (*M. Marconissæ*, Lias de Toscane). Les zones ambulacraires sont formées de petites plaquettes primaires régulières, portant à leur intérieur chacune un petit tubercule. Les indentations du bord du péristome sont à peine indiquées, tandis que la forme surbaissée du test et la faible hauteur des plaques interambulacraires rappellent les vrais Diadématidés (1).

Comme formes de transition des Diadématidés aux Échinidés,

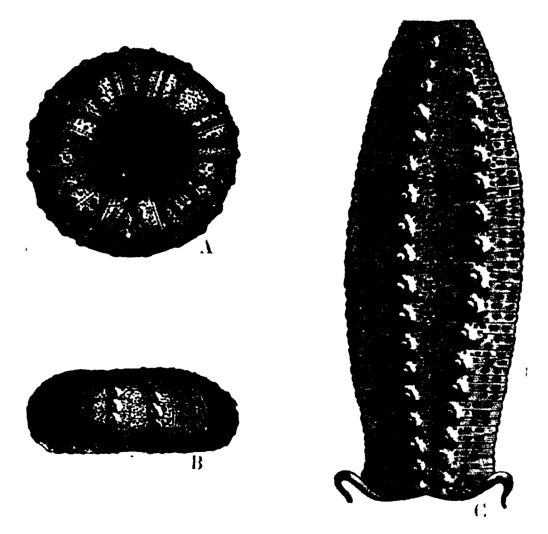


Fig. 128. — *Pseudodiadema Bourgueti* Desor. Néocomien. — A, face orale. — B, profil. — C, un ambulacre étalé (COTTEAU).

nous pouvons citer *Phymechinus* Desor, Échinidé dans lequel les plaquettes primaires, incomplètement soudées sur leur bord externe, portent des paires de pores alternativement rappro-

(1) Cet enchaînement est reproduit ici d'après Neumayr. L'opinion de M. Munier-Chalmas est sensiblement différente. Pour lui, il n'y a pas, dans les Échinides aujourd'hui connus, de termes de transition entre les Holostomes et les Glyphostomes : ces derniers constituent un type distinct, dont l'origine, très ancienne, nous est inconnue. J'ajouterai encore que j'ai pu examiner un grand nombre d'espèces d'*Arbacia* actuels : dans plusieurs espèces (*A. spatuligera* Val., *A. stellata* Bv., etc.) les entailles péristomales sont très indiquées. Elles sont peu profondes chez *A. nigra* Molina, et nulles chez *A. Dufresni* Val. L'existence des branchies orales est indiquée dans toutes les espèces par une sorte de doublure du test qui se reflèchit de l'intérieur à l'extérieur à l'origine des aires ambulacraires.

chés ou éloignés du bord, de manière à former deux lignes longitudinales, mais où les aires ambulacraires, encore peu élargies, n'ont en tout que deux lignes de gros tubercules comme chez les Diadématidés, et *Echinodiadema* Cott., du Bathonien, où les 3 paires de pores de chaque plaque sont presque en ligne droite.

Les Diadématidés ont été classés par Cotteau suivant la structure des tubercules : les tubercules peuvent être crénelés ou non crénelés, perforés ou imperforés, ce qui fournit en tout 4 groupes.

Un type curieux est *Glypticus* Ag. (fig. 127), où les tubercules sont émoussés et réunis par des granulations soudées de manière à figurer des saillies coudées, etc.

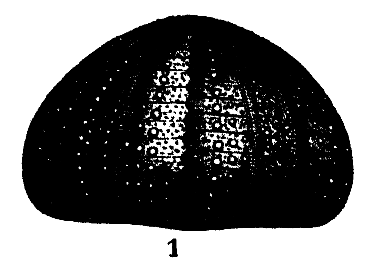
Fig. 129. — *Glypticus hieroglyphicus* Goldf. Rauracien. — A, face ventrale (les entailles du péristome sont bien plus arrondies que dans la figure). — B, face dorsale. — C, détails d'une zone interambulacraire.

Les Diadématidés débutent dans le Permien supérieur et le Trias par le genre *Hypodiadema* Desor, et sont surtout abondants aux époques jurassique et crétacée. On en trouve encore plusieurs genres dans les mers chaudes.

3ᵉ FAMILLE. — ÉCHINIDÉS.

Les Échinidés ont, comme les Diadématidés, le péristome pourvu d'entailles. Mais les plaques porifères sont soudées obliquement, de telle sorte que les pores sont disposés sur plusieurs doubles rangées. Les zones ambulacraires sont larges et portent des tubercules nombreux et peu volumineux. Les premiers des Échinidés apparaissent dans le Jurassique moyen : plusieurs d'entre eux ressemblent beaucoup par leur forme extérieure aux Diadématidés, qui sont plus anciens : ils en dérivent vraisemblablement. Ils appartiennent à un groupe encore bien représenté à l'époque actuelle, celui des ***Oligopori***, qui renferme les formes où l'on trouve 3 paires de pores seulement sur chaque plaque ambulacraire. Tels sont *Stomechinus* Desor (fig. 130) commun dans le Jurassique moyen et supérieur, remarquable par la grandeur de son péristome (*St. bigranularis*, Bajocien) — *Echinus* Rond. presque hémishérique, de grande taille dont le péristome est très faiblement entaillé. (Eocène, Actuel, *E. Melo.*) —

Psammechinus Ag., plus petit, dont la membrane péristomale est pourvue de plaques en forme d'écailles (Crétacé — Actuel) (*Ps. miliaris*, Actuel).



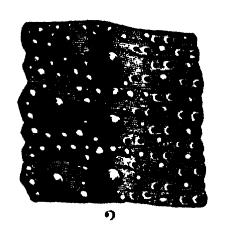


Fig. 130. — *Stomechinus denudatus* Gras. Néocomien (Cotteau).

Pedina Ag., du Jurassique moyen et supérieur, a des tubercules très petits, peu nombreux, non crénelés et perforés (Actuel), etc.

Les *Polypori* ont plus de 3 paires de pores à chaque plaque ambulacraire. La plupart des genres sont récents (sauf *Phymechinus* Desor, qui est du Jurassique supérieur. — *Strongylocentrotus* (*St. lividus* est l'Oursin le plus commun sur nos côtes).

Echinometra Rond. (Miocène, Actuel) est reconnaissable à sa forme ovale.

Les sections dans ces deux grands groupes sont fondées sur la forme des tubercules ; les genres diffèrent par le mode d'union des plaques primitives, et par suite par le nombre des rangées de pores, et aussi par la disposition des lignes de tubercules.

2e SOUS-ORDRE. — GLYPHOSTOMES EXOCYCLES.

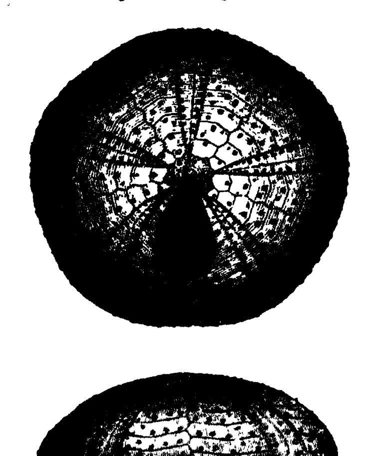
Périprocte en dehors de l'appareil apical. Formes à symétrie bilatérale. Mâchoires fortes, semblables à celles des Oursins réguliers.

1re FAMILLE. — DISCOÏDIDÉS.

Cette famille contient les Exocycles les plus voisins des Endocycles, dont ils ne diffèrent que par la position du périprocte en dehors de l'appareil apical. La bouche est toujours centrale, les zones ambulacraires simples, toutes semblables, à fleur de test ; la forme générale est circulaire ; les tubercules sont petits, perforés et à scrobicule. L'appareil masticateur se compose de mâchoires toutes égales, dressées ; le bord du péristome est pourvu d'entailles.

Le grand genre *Pygaster* Ag. (Jurassique, Crétacé et Actuel, une espèce (*P. relictus*) dans la mer des Antilles) comprend des espèces où le périprocte est encore contigu à l'appareil apical,

et d'autres où il s'en éloigne en restant toujours supère. Même dans ce dernier cas, l'appareil apical est toujours *tétrabasal* (fig. 113, B et 131).



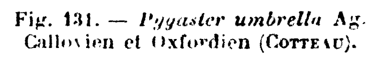


Fig. 131. — *Pygaster umbrella* Ag. Callovien et Oxfordien (Cotteau).

Dans les autres genres Discoïdidés l'appareil apical est au contraire *pentabasal* : la plaque basale 3 a reparu. Ce fait est réalisé chez *Pileus* Desor (Jurassique supérieur), dont le périprocte est supère ou marginal, chez *Holectypus* Desor (Jurassique et Crétacé) où le périprocte est infère. Il est intéressant de constater, avec Lovén, que dans les espèces crétacées de ce genre où le périprocte est le plus distant de l'appareil apical le pore génital de la basale 3, qui n'existait pas dans les espèces jurassiques, a réapparu. La même différence s'observe entre les formes an-

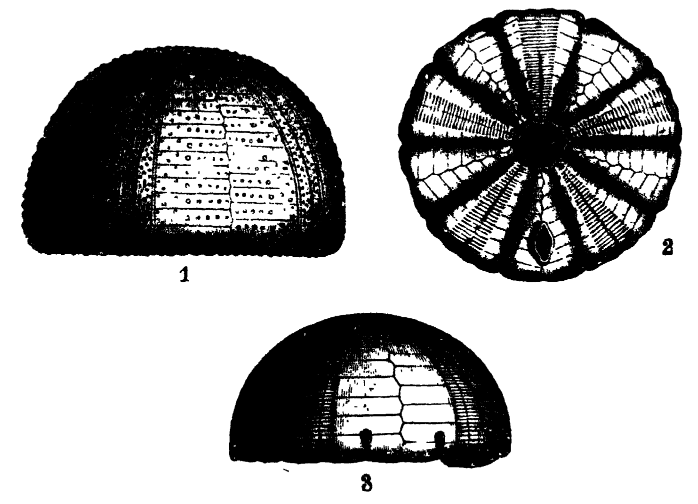


Fig. 132. — *Discoidea cylindrica* Ag. Cénomanien. — 1, exemplaire avec son test. — 2, 3, moules internes, montrant des dépressions correspondant à des crêtes saillantes du test.

ciennes et les formes plus récentes de *Discoidea* Kl. (fig. 132). Ce dernier genre se distingue par sa forme hémisphérique, souvent

subcylindrique à la base, et sa face ventrale plane ; le périprocte est tout à fait infère. Le test présente 10 fortes saillies internes qui produisent, sur les moules internes, des sillons très marqués.

Anorthopygus Cott., dont la forme est surbaissée, presque discoïde, se reconnait facilement à son péristome supère, dirigé obliquement (Crétacé).

2e FAMILLE. — ÉCHINOCONIDÉS.

Nous laissons provisoirement dans les Homognathes le genre important *Echinoconus* Breyn., dont la position systématique n'est pas connue. On ignore en effet si ce genre est pourvu ou non de mâchoires. Le bord interne du péristome présente alter-

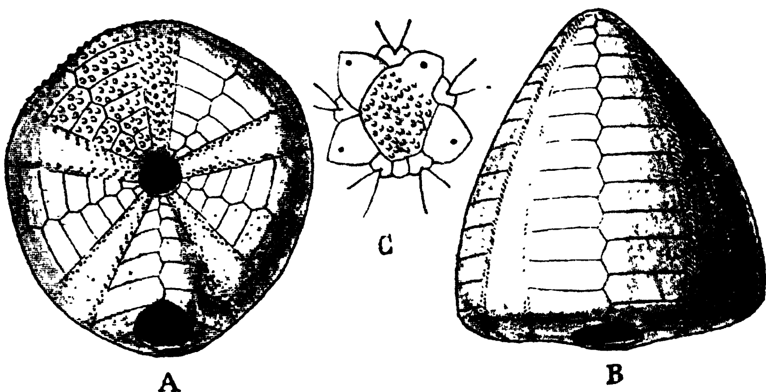


Fig. 133. — *Echinoconus conicus* Breyn. Turonien.

nativement des saillies et des dépressions, qui n'ont jamais été décrites en détail, mais qui diffèrent à première vue de tout ce qui existe chez les autres types d'Échinides (Munier-Chalmas). Les *Echinoconus* sont des Exocycles, à appareil apical *pentabasal*, à ambulacres simples, droits, à fleur de test. Ce genre, très commun dans le Crétacé, a une forme conique, parfois arrondie ; le périprocte est marginal ou infère.

2e Sous Classe. — HÉTÉROGNATHES.

Échinides exocycles, à mâchoires aplaties, inégales : celle qui est située dans l'interambulacre impair étant plus grande que les autres. Une seule plaque basale à l'appareil apical.

1re FAMILLE. — CONOCLYPÉIDÉS.

Les Échinides de cette famille ont été longtemps regardés

comme Atélostomes : ils présentent en effet une certaine ressemblance avec les *Echinolampas* qui sont dépourvus de mâchoires. Ce sont, parmi les Hétérognathes, les formes qui ressemblent le plus aux Homognathes : leur péristome est subcentral, les zones ambulacraires sont semblables, à fleur de test; elles sont subpétaloïdes, c'est-à-dire s'élargissent à la face supérieure, mais se continuent sans interruption jusqu'au péristome, où elles sont séparées par des bourrelets saillants. Périprocte infère, marginal, allongé dans le sens longitudinal.

L'appareil apical est particulièrement intéressant : il est *monobasal*, c'est-à-dire que le cycle interne est réduit à la plaque hydrophore, qui prend alors la forme d'une étoile à 5 branches, qui porte seulement 4 pores génitaux. Les plaques radiales se retrouvent, très réduites, dans *Hypsoclypus* Pomel, mais elles font défaut chez *Conoclypus* (sens. str.) Ag.

2e FAMILLE. — FIBULARIIDÉS.

Échinides de petite taille, dont les zones ambulacraires, très courtes, sont ouvertes et à fleur de test. Périprocte infère ou marginal.

Chez *Echinocyamus* van Phels. (Miocène, Actuel) et *Scutellina* Desor (Miocène) les pores ne sont pas réunis par un sillon. Ils le sont au contraire dans les genres *Sismondia* Desor (Miocène) et *Fibularia* Lk. (Crétacé supérieur — Actuel), qui sous se rapport se rapprochent des Clypéastridés. Toutes ces formes, d'après Agassiz, ressemblent beaucoup à des jeunes de Clypéastres ou de Scutelles.

3e FAMILLE — CLYPÉASTRIDÉS.

Echinides de grande taille, à zones ambulacraires nettement pétaloïdes; les pores géminés sont unis par un sillon profond (fig. 119, F). La cavité viscérale est traversée par des piliers, complets ou incomplets, qui la retrécissent beaucoup (fig. 135). A partir des points où se terminent les pétalodies et sur la face ventrale, les plaques ambulacraires, dépourvues de pores, deviennent semblables aux plaques interambulacraires. L'appareil apical (fig. 116, 5) est constitué tout entier par la plaque hydrophore, qui porte les pores neuraux et les pores génitaux, ces derniers au nombre de 4 ou 5 : il peut arriver aussi que les pores génitaux quittent la plaque hydrophore et viennent s'ouvrir à une certaine distance de l'apex, entre les plaques interambulacraires (*Clypeaster rosaceus*).

La forme générale du corps permet de distinguer les Clypéastridés en deux sous-familles bien distinctes.

1re SOUS-FAMILLE. — CLYPÉASTRINÉS.

Test subpentagonal, plus ou moins bombé ; zones ambulacraires saillantes et larges. A la face ventrale, les lignes de suture des deux moitiés des zones ambulacraires s'accusent par de simples rainures qui viennent converger à la bouche.

Le genre *Clypeaster* Lk. (fig. 134) est l'un des Échinides les plus abondants à l'époque tertiaire. Il apparaît à la fin de l'Éocène et joue un grand rôle dans le Miocène, surtout dans la zone méditerranéenne. Beaucoup des espèces de ces terrains ont un

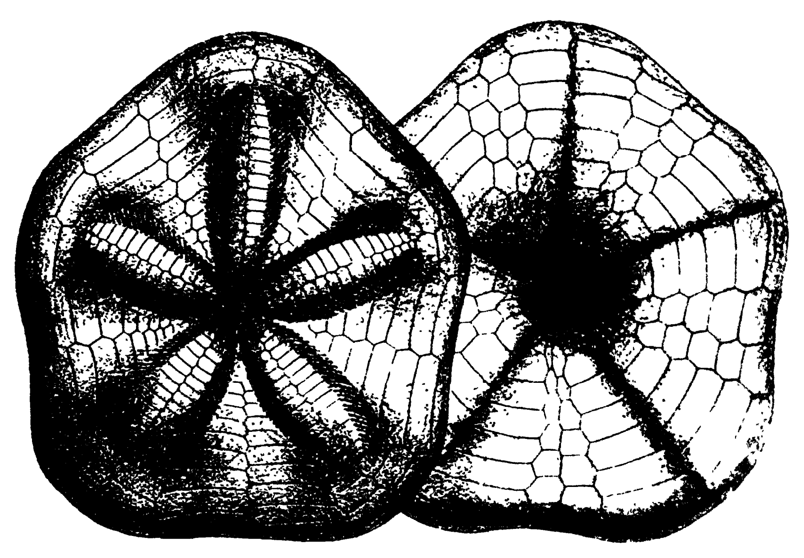


Fig. 134. — *Clypeaster grandiflorus* Bronn. Miocène. Boutonnet près Montpellier (un peu réduit) (Desor).

test remarquablement élevé (*Cl. turritus*, *Cl. altus*). Les formes actuelles sont plus surbaissées, surtout celles qui forment le sous-genre *Stolonoclypus* Ag.

Laganum Kl. diffère de *Clypeaster* principalement par la forme plus allongée des ambulacres, qui restent ouverts (Tertiaire, Actuel).

2e SOUS-FAMILLE. — SCUTELLINÉS.

Test surbaissé, discoïde ; ambulacres à fleur de test. Sillons de la face ventrale plusieurs fois bifurqués. Les dernières plaques ambulacraires et interambulacraires, autour du péristome, se soudent en une rosette qu'on rencontre parfois isolée.

Scutella Lk. (fig. 135) est une forme circulaire, très aplatie,

abondante dans le Miocène. Elle est représentée à l'époque actuelle par des genres voisins, *Echinarachnius*, Leske, *Arachnoïdes* Kl.

Des Scutelles dérive une série intéressante caractérisée par la



Fig. 135. — *Scutella subrotunda* Lk. Miocène de Bordeaux (Desor).

présence de perforations ou de fortes échancrures aux bords du test. Ces perforations n'existent pas dans le très jeune âge (Agassiz). Elles apparaissent par suite de retards de croissance en certains points : il se forme ainsi des sortes de ponts qui peuvent arriver à se rejoindre dans certains cas Ces incisures sont toujours en symétrie bilatérale.

Amphiope Ag. (Miocène) et *Echinodiscus* Breyn. (Actuel), ont deux perforations, dans les zones ambulacraires postérieures. *Runa* Ag. (Miocène) et *Rotula* Kl. (Actuel), ont le bord du test découpé en profondes entailles.

3e Sous-Classe. — ATÉLOSTOMES.

Echinides dépourvus de mâchoires, tous Exocycles.

Les Atélostomes constituent plusieurs séries indépendantes. Les uns ont une grande analogie extérieure avec des Homognathes, et s'en rapprochent tantôt par la forme simple des ambulacres, tantôt par la constitution de l'appareil apical. D'autres au contraire montrent un progrès dans la tendance à la symétrie bilatérale, qui arrive à masquer la symétrie radiaire : l'ambulacre impair est différent des autres, et la bouche se déplace vers l'avant de l'animal. Il est probable que les diverses familles d'Atélostomes appartiennent à des phylums séparés, et n'ont pas de parenté directe les unes avec les autres.

1er Ordre. — DYSASTÉRIDÉS.

Appareil apical dissocié.

Les 4 ou 5 genres où l'appareil apical est divisé en deux parties, séparées par une série de plaques intercalaires, constituent un groupe aberrant qui doit être isolé des autres Atélostomes (fig. 109, 6).

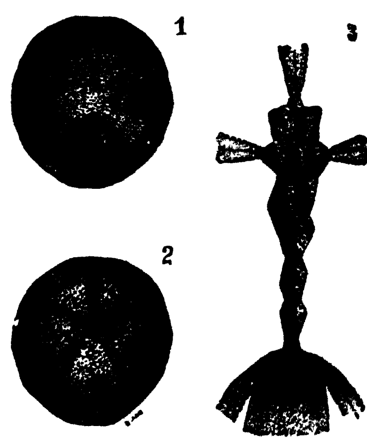


Fig. 136. — *Collyrites Ebrayi* Cott. Bajocien, Nièvre (Cotteau).

Les plus importants de ces genres sont *Collyrites* Desm. et *Dysaster* Ag. Ils diffèrent par la forme de la partie antérieure de l'appareil apical : cet appareil est intercalaire chez *Collyrites*, les plaques radiales ayant pénétré entre les plaques basales (fig. 136) (Ex. : *C. ellipticus* Desm.). Il est au contraire compact chez *Dysaster* (Ex. : *D. granulosus* Ag.). *Grasia* Mich. est remarquable par l'allongement considérable du corps entier.

2ᵉ Ordre. — SYNASTÉRIDÉS.

Appareil apical non dissocié.

1er Groupe. — Appareil apical monobasal.

FAMILLE. — ÉCHINOLAMPADIDÉS.

Cette famille est caractérisée par un appareil apical *monobasal*, très voisin de celui des Clypéastres, c'est-à-dire tel que la plaque

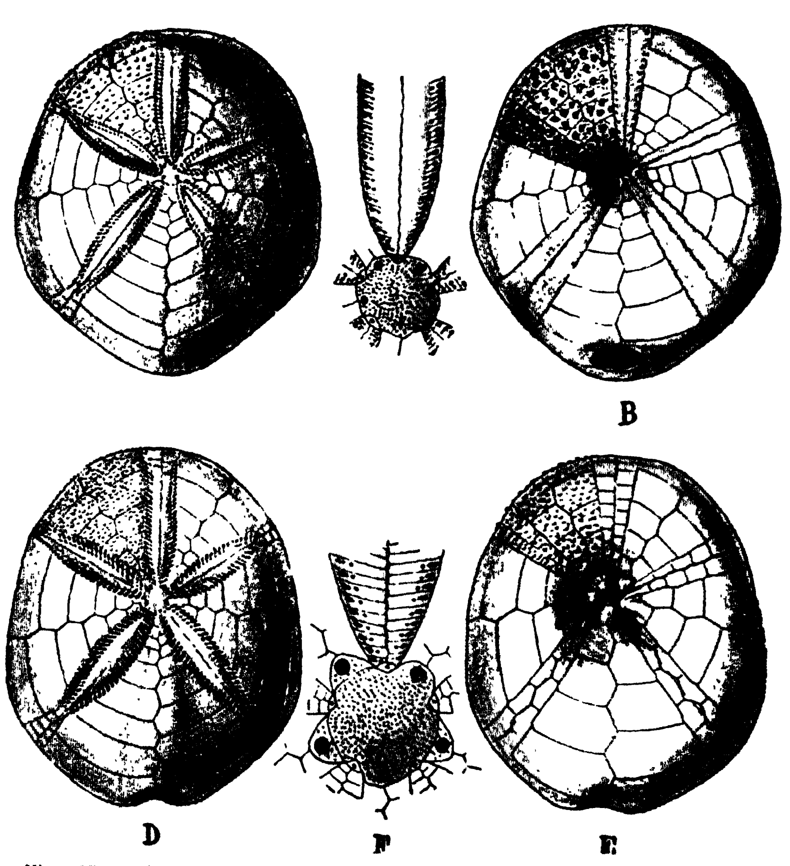


Fig. 137. — A, B, C, *Echinolampas Calvimontanum* Kl. — D, E, F, *Echinanthus issyaviensis* Kl. Parisien (Cotteau).

hydrophore s'est substituée à toutes les plaques basales. C'est la famille des Conoclypéides et en particulier le genre *Hypsoclypus* qui permet de passer des Gnathostomes aux Echinolampadidés.

L'appareil apical d'*Echinolampas* (fig. 137, A), est presque identique à celui d'*Hypsoclypus*, c'est-à-dire présente une grande plaque centrale qui porte 4 pores génitaux; dans des échancrures de cette plaque sont 5 petites plaques radiales d'où partent les ambulacres.

En général la forme est un peu aplatie, mais il y a des espèces bombées; la bouche est subcentrale ou un peu ramenée en avant : il en est de même de l'apex. Le périprocte est supère, marginal ou infère. Les ambulacres sont simples, pétaloïdes, ou subpétaloïdes, mais toujours ouverts.

A ce point de vue, l'on peut constituer dans cette famille une série très complète, où l'on voit les aires ambulacraires se différencier progressivement. Mais le groupement ainsi établi n'est nullement un enchaînement phylogénétique. Ainsi la forme la plus simple, *Echinoneus*, est actuelle, tandis que des formes nombreuses à ambulacres pétaloïdes et à floscelles ont apparu dès le Jurassique.

Echinoneus v. Phels. a les ambulacres simples, tous semblables, à fleur de test, à pores égaux. Péristome oblique, sans floscelle; périprocte infère. — Actuel.

Chez *Caratomus* Ag. les ambulacres s'interrompent avant de passer sur la face ventrale et restent ouverts. Périprocte inframarginal. — Crétacé.

Dans les quatre genres suivants, les pores ambulacraires externes de chaque aire s'allongent en une fente transverse, et sont conjugués avec les pores internes arrondis. Mais, avant de passer sur la face ventrale, les ambulacres perdent ce caractère et tous les pores sont arrondis ; ils sont donc subpétaloïdes. Ils forment autour du péristome un floscelle encore peu indiqué.

Bothriopygus d'Orb. est une forme aplatie à périprocte marginal. — Crétacé.

Echinolampas Gray se reconnaît à la position infère et transversale du périprocte (fig. 137). Ce genre est très abondant dans le Tertiaire; il apparaît dans l'Éocène, présente de nombreuses espèces dans l'Éocène, l'Oligocène, le Miocène, devient rare dans le Pliocène, et n'est plus représenté que par quelques espèces dans les mers actuelles (fig. 137, A, B, C).

Echinanthus Breyn diffère d'*Echinolampas* par un floscelle plus nettement développé; le périprocte est supère et longitudinal. Par là ce genre se rattache plus spécialement aux *Conoclypus*. Il apparaît un peu avant *Echinolampas* dans le Maestrichtien et accompagne ce genre dans son évolution.

Pygorhynchus d'Orb. est intermédiaire entre les deux précé-

dents : le périprocte est supère et *transverse*. Crétacé supérieur, Éocène.

Les ambulacres de *Cassidulus* Lk. sont encore ouverts, mais le floscelle est très développé (fig. 110, B) : les aires interambulacraires se renflent autour du périprocte en forts bourrelets séparant des sillons pétaloïdes bien marqués ; périprocte supère. — Crétacé, Tertiaire.

Enfin chez *Faujasia* d'Orb. les aires ambulacraires sont fermées, nettement pétaloïdes, et le floscelle très accentué. Périprocte infra-marginal. — Crétacé supérieur.

2e Groupe. — *Appareil apical tétrabasal.*

Les Atélostomes où l'appareil apical a conservé quatre des plaques basales présentent une bien plus grande variété que les formes monobasales. Les familles les plus anciennes forment des séries où la forme générale, les caractères des ambulacres et la position du périprocte marquent une évolution semblable à celle qui a caractérisé les Orthognathes Exocycles, les Hétérognathes et les Atélostomes Tétrabasaux. Mais il existe de plus des formes nouvelles qui ne paraissent pas avoir leurs représentants dans les autres groupes.

1re FAMILLE. — CLYPÉIDÉS.

Les Atélostomes Tétrabasaux les plus voisins des Exocycles Gnathostomes sont les *Clypéidés*.

On retrouve dans cette famille des formes qui rappellent exactement plusieurs de celles que nous avons décrites dans la famille des *Discoïdidés*. Les aires ambulacraires sont encore simples et égales, le péristome subcentral avec ou sans floscelle, mais la distinction est en général facile : les Clypéidés, étant dépourvus de mâchoires et de branchies orales, le bord du péristome est circulaire ou elliptique, sans entaille ni apophyse myophore. La position du périprocte et la structure de l'appareil apical présentent les mêmes variations que chez les *Discoïdidés*. Ainsi *Galeropygus* Cott. (Jurassique), a le périprocte encore tangent à l'appareil apical qui rappelle tout à fait celui des *Pygaster* (fig. 107, C). Le périprocte devient marginal et supère chez *Pyrina* Desm. (Jurassique, Crétacé, Eocène) (fig. 109, L), reconnaissable à sa forme régulièrement elliptique ; il devient infère et marginal chez *Infraclypeus* (Tithonique). Tous ces genres ont les aires ambulacraires droites, à pores circulaires égaux et correspondent par suite au type d'*Echinoneus* parmi les for-

mes tétrabasales. Aussi les réunit-on généralement avec ce dernier dans une même famille des *Échinonéidés*.

Chez *Pygaulus* Ag. on voit les pores ambulacraires externes s'élargir légèrement en formant des sillons encore peu étendus et être conjugués avec les pores internes. Péristome simple. Périprocte inframarginal. — Crétacé.

La plaque hydrophore peut pénétrer au centre de l'appareil apical. Ce fait se produit graduellement dans les diverses espèces de *Pygurus*, Jurassique et Crétacé d'Orb. (fig. 139) et de *Clypeus* Kl, Jurassique. Ce dernier genre présente une particularité remarquable. Les plaques radiales s'étirent très loin en arrière,

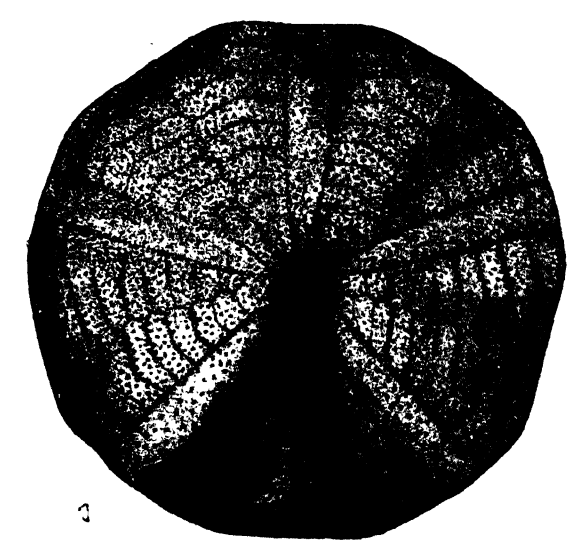


Fig. 138. — *Galeropygus agariciformis* Forbes. Toarcien (Cotteau).

suivent tout le sillon où se trouve logé le périprocte, et finissent par atteindre celui-ci, qu'il soit infère ou marginal. De plus, entre ces plaques et la plaque hydrophore (qui est centrale), peut reparaître la plaque génitale postérieure (fig. 113, B, D).

Dans ces genres importants, les pores ambulacraires externes s'ouvrent dans un large sillon transverse, et redeviennent simples sur la face ventrale, où commence à se développer un floscelle peu marqué.

Enfin *Catopygus* Ag., qui ressemble beaucoup à *Pygaulus*, en diffère par la présence d'un floscelle très indiqué. Périprocte inframarginal. — Crétacé.

Avec *Hyboclypus* Ag. (Jurassique) nous rencontrons pour la

première fois un appareil apical intercalaire; les plaques radiales

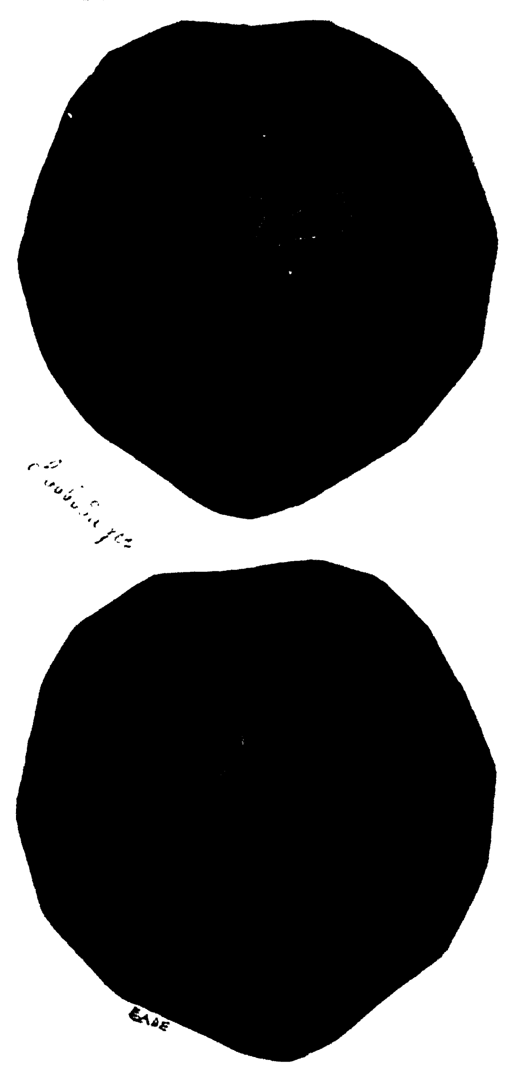


Fig. 139. — *Pygurus Montmoloni* Desor. Néocomien (d'Orbigny).

se sont glissées par paires entre les paires de plaques basales. Le périprocte est tangent à cet appareil.

2e FAMILLE. — NUCLÉOLITIDÉS.

Les Nucléolitidés forment une petite famille toute spéciale où l'appareil apical se complique de plaques supplémentaires au

nombre de 1 à 4, qui viennent s'intercaler, en arrière de la plaque hydrophore, entre les plaques postérieures de droite et de gauche (fig. 140, *g*). Les ambulacres sont très simples, et vont jusqu'à la bouche qui est centrale : l'anus est supère et logé dans un sillon large et profond. Ce groupe apparaît dans le Jurassique moyen et il en existe encore quelques espèces vivantes.

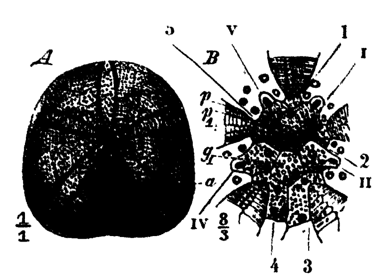


Fig. 140. - *Echinobrissus scutatus* Lk. Oxfordien.

Nucleolites Lk. et *Echinobrissus* Breyn, diffèrent en ce que le second a les pores conjugués (exemples : *N. parallelus*, *E. scutatus* Lk.).

3e FAMILLE. — ANANCHYTIDÉS.

La forme est bombée et les aires ambulacraires sont droites, à fleur de test et très étroites. La symétrie bilatérale est bien

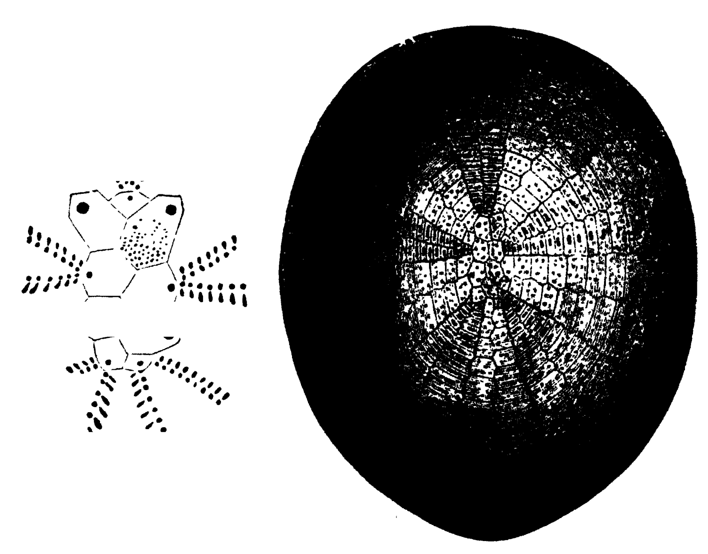


Fig. 141. — *Ananchytes ovata* Leske. Sénonien (Desor).

accusée par l'allongement du test et la position très excentrique de la bouche et de l'anus. L'appareil apical est *tétrabasal*, et intercalaire. Cette disposition n'a été signalée qu'une fois chez les Clypéidés (*Hyboclypus*). Deux séries doivent être distinguées

dans cette famille : chez les ANANCHYTINÉS proprement dits, le test est uniformément bombé, et la zone ambulacraire antérieure n'est pas différenciée. Chez les HOLASTÉRINÉS, au contraire, la zone ambulacraire antérieure est un peu différente des quatre autres et se trouve logée dans un sillon large et profond.

Ananchytes Mercati (*Echinocorys* Breyn). Forme ovale; très bombée; face inférieure plate. Périprocte infère et submarginal (fig. 141). Ce genre, limité au Crétacé supérieur, est particulièrement abondant dans le Sénonien. Il est remarquable par l'extrême mobilité des espèces. On connait tous les passages entre les *A. ovata*, *A. carinata*, *A. gibba*, très communes dans le Sénonien, que l'on tend actuellement à confondre sous le nom d'*Echinocorys vulgaris*.

Stenonia Desor. diffère d'*Ananchytes* par l'appareil apical qui est compact et subcirculaire. Les plaques du test sont saillantes en forme de gros tubercules. — Crétacé supérieur (*Scaglia*) d'Italie.

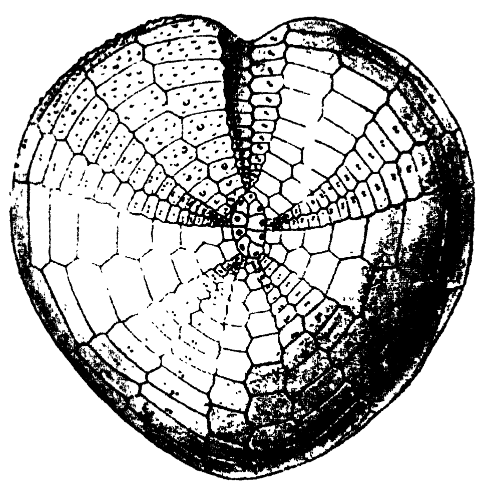


Fig. 142. — *Stegaster Heberti* Seunes : Danien infer. des Pyrénées (SEUNES).

Holaster Ag. apparaît plus tôt (Néocomien). Les zones porifères ont une tendance à devenir plus larges, sauf la zone antérieure. La face inférieure est bombée. Ce genre, très commun dans la Craie, va du Crétacé inférieur au Tertiaire.

De nombreux genres du Crétacé supérieur sont voisins du genre *Holaster* : ils en diffèrent par la forme extérieure, la position du périprocte, le creusement plus ou moins profond du sillon ambulacraire antérieur, la disposition des pores et des tubercules, etc. Tels sont *Offaster* Desor, *Cardiaster* Forbes, *Coraster* Seunes, *Stegaster* Seunes (fig. 142), etc.

On passe facilement d'*Holaster* à *Hemipneustes* Ag. : parmi les 4 lignes de pores de chaque ambulacre, l'une est modifiée : c'est la rangée postérieure dont les pores sont transormés en fentes allongées dans le sens transversal. Le péristome

est limité en arrière par une lèvre forte et saillante. Maestrichtien.

4e FAMILLE. — SPATANGIDÉS.

La différenciation de l'ambulacre antérieur, qui commençait à apparaître dans la famille précédente, s'accuse ici nettement. — Les ambulacres deviennent tout à fait pétaloïdes, le pôle apical est excentrique, le péristome reste placé tout à fait en avant, et le périprocte est sur la surface postérieure tronquée. La plupart des Spatangidés sont pourvus de *fascioles* dont la position donne de bons caractères pour la détermination des genres.

La conformation du pôle apical est assez variable : il y a une tendance marquée à la disparition des plaques génitales, il manque toujours au moins la cinquième.

1er Groupe. — Echinospatagidés.

Bouche subpentagonale, aires ambulacraires longues, flexueuses, ouvertes. Bord postérieur du test tronqué, portant l'anus. Pas de fascioles (fig. 143).

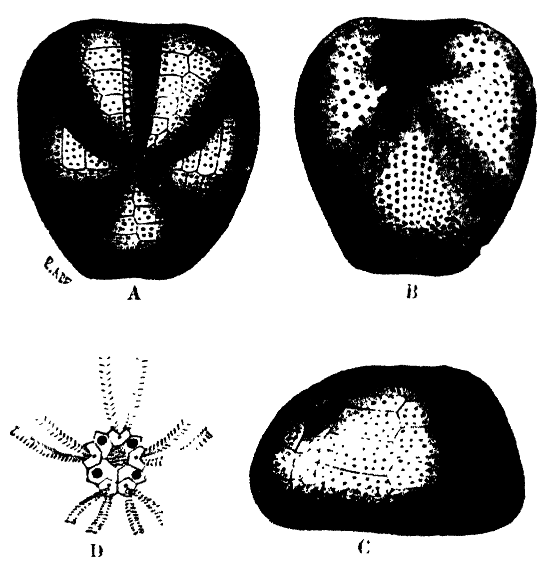


Fig. 143. — *Echinospatagus cordiformis* Lk. Néocomien. — A, face dorsale. — B, face ventrale. — C, vu de côté. — D, appareil apical (DESOR).

Echinospatagus Breyn (*Toxaster* Ag.). Les zones porifères sont formées de pores ponctiformes conjugués, elles diffèrent peu de celles de l'ambulacre impair (fig. 143, D). Très commun dans le

Néocomien inférieur (*E. cordiformis*), rare dans le Crétacé moyen.

Dans quelques espèces de ce genre certaines zones porifères se différencient par suite de l'allongement des pores.

Cette inégalité est tout à fait manifeste chez *Heteraster* d'Orb. : chaque zone porifère de l'ambulacre antérieur présente une série externe de traits et une série interne de ponctuations. Chacun des autres ambulacres est constitué de la manière suivante : la zone porifère antérieure est formée de 2 lignes de points; la zone postérieure d'une ligne interne de points et d'un ligne externe de traits. Crétacé inférieur (*H. oblongus*, Néoc. moyen).

On considère souvent deux formes vivantes *Palæostoma* Lovén et *Palæotropus* Lovén comme des représentants peu modifiés des Spatangidés primitifs que nous venons de décrire. En réalité, il existe des différences profondes, surtout dans l'appareil apical, qui, dans ces formes, est monobasal et n'a que deux pores génitaux.

2e Groupe. — *Spatangidés.*

Péristome bilabié. Anus marginal. Aires ambulacraires pétaloïdes courtes, fermées.

On ne peut guère douter que ce groupe ne dérive du précédent : il en diffère par un degré de différenciation plus avancé, par des modifications de chacune des parties exactement parallèles à celles que nous avons déjà pu observer plusieurs fois. D'ailleurs Lovén et Agassiz ont découvert à ce sujet un fait bien concluant. Le péristome de jeunes Spatangoïdes est subcentral et pentagonal ; il avance peu à peu et passe par un stade semblable à celui qui est permanent dans *Echinospatagus* : ce n'est que lorsqu'il atteint le bord antérieur qu'il devient nettement bilabié.

On peut constater aussi que les ambulacres, qui sont tout à fait à fleur de test dans les Clypéidés, les Ananchytidés et les Holastéridés, commencent à se déprimer légèrement chez *Echinospatagus* et *Heteraster*, beaucoup plus chez *Micraster* (Crétacé), et deviennent très profonds dans certains genres crétacés et tertiaires (*Hemiaster*, *Schizaster*).

1re SOUS-FAMILLE. — BRISSIDÉS.

Ambulacres profondément enfoncés.

1re Série. — Micrastérinés.

Appareil apical compact : les plaques radiales n'ont pas pénétré entre les plaques basales et la plaque hydrophore ne s'est pas glissée au centre de l'appareil. Il y a 4 pores géni-

taux. Le genre le plus important est *Micraster* Ag., caractérisé par la présence d'une fasciole sous-anale ; le test est fortement relevé le long de l'interambulacre postérieur. Les *Micraster* (fig. 144), très abondants dans le Crétacé, ont une évolution rapide et cons-

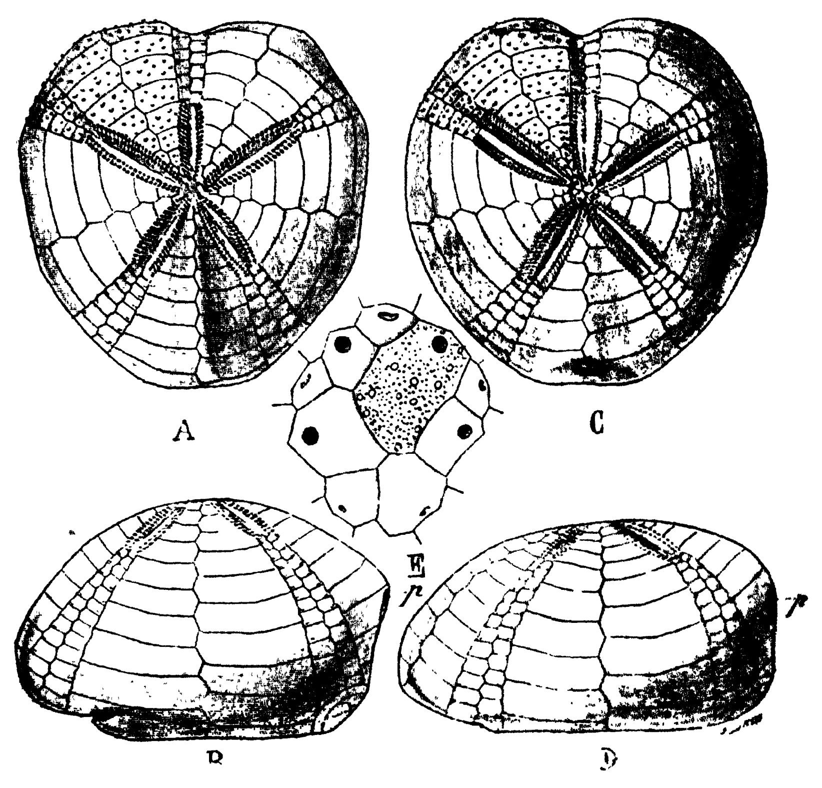


Fig. 144. — A, B, *Micraster cor testudinarium* Goldf. — C, D, E, *Micraster cor anguinum* Kl. Sénonien. D'après des exemplaires de la collection du Muséum.

tante dans les diverses régions, qui permet de classer les assises de la Craie. On peut distinguer ainsi les niveaux suivants :

Sénonien.	Maestrichtien.	6. *M. aturicus* Héb.
	Campanien...	5. *M. Brongnarti* Schlüt.
		4. *M. glyphus* Héb.
	Coniacien.....	3. *M. cor anguinum*, Kl.
		2. *M. cor testudinarium*. Goldf.
		1. *M. Turonensis* Bayle.
Turonien.....................		*M. breviporus* Ag.

Les Micraster font suite aux *Epiaster* d'Orb. qui apparaissent dans l'Aptien, et finissent au Turonien : ils ne diffèrent des

Micraster que par l'absence de fascioles. Mais on trouve tous les passages entre les deux genres; ainsi dans le *Micraster Cor testudinarium*, la fasciole peut s'effacer, et si elle disparaît, on ne peut plus distinguer cette forme de l'*Epiaster cordatus*.

2e Série. — Isastérinés.

Un second groupe de Spatangidés est caractérisé par la présence de 3 pores génitaux seulement : c'est la plaque hydro-

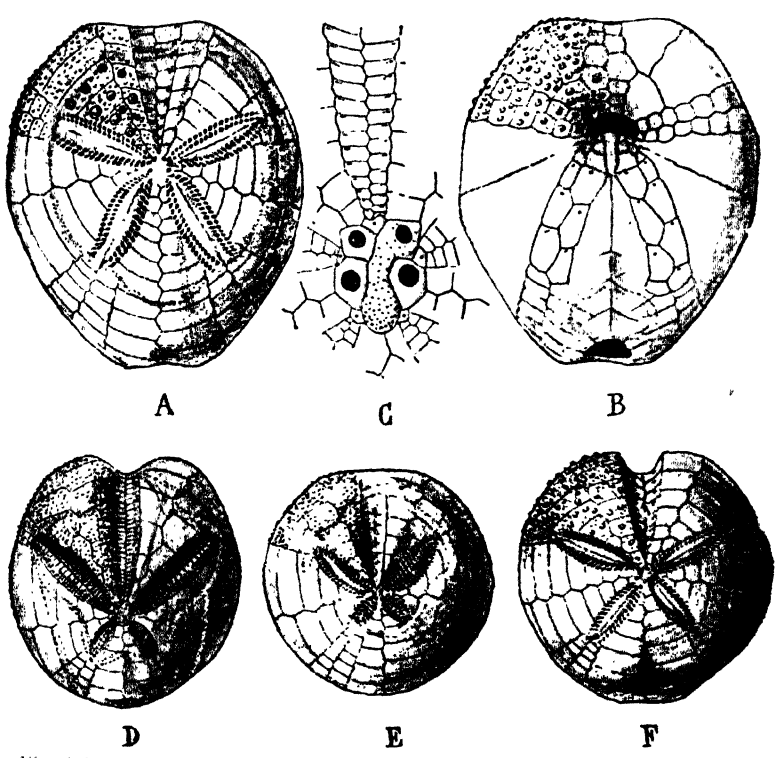


Fig. 145. — Spatangidés. — A, B, C, *Eupatagus ornatus* Defr. Eoc. sup. — D, *Schizaster Desmoulinsi* Cott. Eoc. moyen — E, *Ditremaster nux* Desor. Eoc. sup. — F, *Spatangus pes equuli* le Hon. Eoc. moyen (Cotteau).

phore qui en est dépourvue. Ce groupe comprend les genres *Isaster* Desor, *Isopneustes* (Crétacé) et *Cyclaster* Cott. (Eocène). Les deux premiers n'ont pas de fascioles, le dernier a une fasciole péripétale et une sous-anale.

3e Série. — Hemiastérinés.

Ce groupe se distingue par l'existence d'une fasciole péripétale,

c'est-à-dire entourant l'ensemble des zones ambulacraires qui sont pétaloïdes.

Les ambulacres postérieurs sont beaucoup plus courts que les autres; l'ambulacre antérieur est différencié et logé dans une forte dépression. Les diverses formes de ce groupe montrent le processus graduel par lequel la plaque hydrophore vient s'insinuer entre les autres plaques apicales et peut même déborder loin en arrière (1). Chez *Hemiaster* Desor (Crétacé), elle est encore limitée à la région antérieure droite. Ce genre a 4 pores génitaux. Il est remplacé dans le Tertiaire par *Ditremaster* Mun. Ch. (fig. 145, E), où la plaque hydrophore traverse l'appareil apical, et où les deux pores génitaux antérieurs se réduisent beaucoup et peuvent disparaître.

Chez *Linthia* Mérian (Crétacé, Tertiaire, Actuel), et *Schizaster* Ag. (Tertiaire, Actuel), la plaque hydrophore se comporte de même, les pores génitaux peuvent se réduire à 3 ou même à 2.

Dans ces genres, à la fasciole péripétale vient s'adjoindre une fasciole périanale qui part de la première au niveau des ambulacres moyens et passe sur la face inférieure.

Schizaster (fig. 145, D) est remarquable par la position du sommet, qui est fortement ramené en arrière, par la profondeur des sillons ambulacraires et la forme amincie à la partie postérieure. Chez *Linthia* au contraire il est excentrique en avant.

2e SOUS-FAMILLE. — SPATANGINÉS.

Ambulacres à fleur de test; l'ambulacre impair logé dans une dépression; appareil apical toujours traversé par la plaque hydrophore. Les fascioles présentent de grandes variations.

4e Série. — Breyniinés.

Dans l'Eocène apparaissent des Spatangoïdes de grande taille, à tubercules très inégaux, à zones ambulacraires planes. L'ambulacre antérieur est presque effacé et logé dans un sillon peu marqué. Il y a une fasciole péripétale bien marquée.

Cette fasciole existe seule chez *Hypsospatagus* Cott., elle est associée à une fasciole sous-anale chez *Eupatagus* Ag. (fig. 145,

(1) Lovén explique ces faits d'une façon très différente. Pour lui, la plaque hydrophore ainsi constituée correspond à l'ensemble de la basale I, de la plaque centrale primitive et de la basale IV réapparues après la sortie du périprocte. Les Spatangidés ainsi constitués forment pour lui une série indépendante, les *Ethmolysii*, qui s'opposent aux *Ethmophracti* où la plaque centrale et la basale III font défaut; ils ont apparu après ceux-ci dans la seconde moitié du Crétacé.

A, B, C) et il s'ajoute de plus une fasciole interne chez *Breynia* Desor.

5e Série. — **Spatanginés sens strict.**

Enfin la dernière série se distingue par l'absence de fasciole péripétale.

Il peut exister une fasciole sous-anale et une fasciole interne (*Lovenia* Ag., *Gualteria* Desor), ou bien une fasciole interne, une anale et une sous-anale (*Echinocardium* Gray), ou encore une fasciole sous-anale (*Spatangus* Kl. (fig. 145, F). Enfin les fascioles ont toutes disparu chez *Leiopneustes* Cott. et *Brissolampas* Pomel.

Les Spatanginés datent tous du Tertiaire. Ils sont bien représentés à l'époque actuelle par les genres *Breynia*, *Echinocardium*, *Lovenia* et surtout *Spatangus*. Ce dernier atteint une grande taille et se trouve à une faible profondeur dans le voisinage de nos côtes.

5e FAMILLE. — POURTALESIIDÉS (1).

Bien que les Pourtalesiidés n'aient pas de représentants fossiles, nous croyons devoir en dire quelques mots, pour mettre en évidence le dernier terme de l'évolution que nous avons suivie dans les divers types d'Atélostomes. Cette petite famille, composée des trois genres *Pourtalesia* Ag., *Echinocrepis* Ag. et *Spatagocystis* Ag. se trouve dans les grandes profondeurs entre 442 et 5300 mètres. C'est un nouvel exemple qui vient contredire l'ancienne hypothèse de l'antiquité des formes abyssales. La forme extérieure, surtout chez *Pourtalesia*, est des plus intéressantes : l'appareil apical et la bouche sont ramenés très près de l'extrémité antérieure, qui est tronquée ; l'extrémité postérieure au contraire se prolonge en un long processus qui porte l'anus et qui est précédé d'une forte excavation. Le péristome, très réduit, est au fond d'une autre cavité profonde. L'aire ambulacraire antérieure est extrêmement courte. Les aires postérieures 3 et 4 présentent une particularité exceptionnelle : elles n'atteignent ni l'appareil apical, ni le péristome, et sont complètement entourées par l'ensemble des aires interambulacraires 3 et 5 ; celles-ci dissocient même l'interambulacre et forment un anneau continu. L'appareil apical est non moins curieux. Les radiales n'existent que dans une espèce (*Echinocrepis cuneata*), et encore sont-elles réduites aux deux postérieures. Quant aux basales, elles ont l'aspect le plus varié. Dans l'intérieur de la même espèce (*P. Jeffreysi*) on peut trouver, ou bien une seule plaque, percée de 4 pores genitaux, ou bien 4 plaques, portant respectivement 2, 1 et 1 pores. Enfin chez *P. ceratopyga*, l'une des basales avec 1 pore est séparée du reste de l'appareil, formée d'une plaque à 3 pores. Il faut avouer que ces faits, mis en lumière par Lovén d'une manière indiscutable, ne peuvent guère s'expliquer autrement que par une soudure plus ou moins avancée des basales primitives pourvues chacune d'un pore génital.

Enfin ajoutons que les faces dorsale et ventrale atteignent un degré de différenciation qu'on ne retrouve chez aucun autre Échinide. La symétrie bilatérale est portée au plus haut degré.

Une fasciole sous-anale, qui manque dans une espèce, montre une certaine parenté entre cette famille curieuse et celle des Spatangidés dont elle dérive très probablement.

(1) Loven. *On Pourtalesia. Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handlingar*, 1883.

§ 3. — Distribution géologique des Échinides.

L'évolution des diverses formes d'Échinides s'est toujours faite très rapidement : il est rare qu'une même espèce se rencontre dans plusieurs formations géologiques successives : d'autre part, leur répartition géographique est parfois très étendue, et les mêmes espèces se rencontrent toujours au même niveau. Les Échinides peuvent donc rendre de grands services pour la détermination stratigraphique des couches, au moins dans les périodes secondaire et tertiaire. Cependant, dans tous les terrains secondaires, on leur préfère les Céphalopodes, qui se rencontrent en bien plus grande abondance, et dont les variations sont au moins aussi rapides. C'est surtout pour l'étude des couches de la Craie que les Échinides ont été utilisés. Les fossiles ne sont pas très abondants dans ces assises, et les Mollusques sauf les Huitres s'y rencontrent assez rarement et souvent en mauvais état. Les Échinides au contraire s'y trouvent dans un état de conservation remarquable, qui permet de décrire leurs caractères presque avec la même précision que pour les Échinides vivants. Cette particularité, qui peut être étendue aux Échinides de toutes les périodes, explique comment la Paléontologie s'est enrichie de si nombreux et si remarquables travaux sur les Échinides fossiles.

Les Échinides *paléozoïques* sont encore bien incomplètement connus, et les spécimens qu'on en possède sont fort peu nombreux. Leur utilité au point de vue stratigraphique est nulle. Au contraire, les renseignements qu'ils nous fournissent au point de vue paléontologique sont précieux. Nous savons que chez tous les paléozoïques le nombre des rangées de plaques, soit dans les ambulacres, soit dans les interambulacres, n'était pas définitivement fixé et que les plaques étaient mobiles les unes sur les autres. Les plus anciennement connus datent de l'Ordovicien (*Bothriocidaris*, *Palæchinus*). On voit chez *Archæocidaris* les aires ambulacraires acquérir le caractère typique à 2 rangs de plaques qu'elles vont conserver dans toute la série ; mais le nombre des rangées interambulacraires est encore de 4. Les plus abondants sont les *Périschoéchinides* (Dévonien et surtout Carbonifère). Ils disparaissent complètement dans le Permien.

Dans le *Trias* apparaissent les Diplacidés, pourvus de 2 rangées à chaque ambulacre et à chaque interambulacre, avec les *Cidaridés* et quelques *Diadématidés* très voisins des Cidaridés. Il existe cependant dans les Terrains paléozoïques quelques précurseurs des Oursins néozoïques à 20 rangées de plaques ; tels sont *Hypodiadema* et *Eocidaris*, du Permien, d'après Kolesch et Döderlein.

Chez les Cidaridés, les zones ambulacraires sont encore étroites et flexueuses ; on les voit s'élargir et prendre des bords rectilignes chez les Diadématidés et les Échinidés du Jurassique.

A l'époque du *Lias* apparaissent, avec *Pygaster* et *Holectypus*, les premiers Exocycles Gnathostomes, et avec *Galeropygus*, les premiers Atélostomes. Ces types sont remarquables par le fait que le périprocte est encore très

voisin de l'appareil apical; l'appareil apical diffère du type endocycle par la substitution de la plaque hydrophore au périprocte qui passe dans l'interradius postérieur. Dans la faune jurassique on trouve tous les termes principaux marquant le processus de cheminement de l'anus. Les Exocycles Homognathes dérivent manifestement d'Endocycles du groupe des Diadématidés; quant aux Atélostomes, il est difficile de savoir s'ils ont aussi la même provenance, ou bien s'ils sont une branche latérale issue des Exocycles Gnathostomes. Nous ne connaissons pas de type de passage où la disparition des mâchoires se fasse graduellement. Les Dysastéridés ont aussi fait leur apparition brusquement.

Dans le *Néocomien* apparaissent des types nouveaux : les uns, comme les Salénidés et les *Tetracidaris*, peuvent être considérés comme des formes régressives; les autres (*Echinospatagidés, Holastéridés*) sont des types nouveaux d'Atélostomes. Les Echinospatagidés, précurseurs des Spatangoïdes, proviennent directement de formes où le périprocte est très voisin de l'appareil apical, comme le prouve le développement d'*Echinospatagus neocomiensis*. Peu à peu les zones porifères et les aires ambulacraires elles-mêmes, d'abord toutes semblables, se sont différenciées; l'évolution phylogénétique est, à ce point de vue, indiquée par l'ontogenie du type que nous venons de citer. Les premiers Clypéastroïdés font leur apparition dans le Crétacé moyen, avec les formes de petite taille. L'évolution de ces formes se poursuit sans difficulté pendant les époques tertiaires et actuelles, mais leur origine est tout à fait problématique. L'époque crétacée est caractérisée par la diminution d'importance des types anciens de chaque groupe, comme les Cidarides, les *Holectypus*, qui cèdent le pas aux Échinidés, aux Conoclypéidés et surtout aux Spatangoïdes.

Le fait important à l'époque *Danienne* est l'apparition des *Echinolampadides*, Atélostomes à appareil apical monobasal, qui sont précédés par les *Conoclypéidés*. Des types nouveaux de Spatangoïdes, les plus différenciés des Oursins, se montrent dans tout le cours de la période tertiaire. L'évolution qui se continue à l'époque actuelle consiste dans la diminution d'importance des Cidaridés, des Diadématides, dans l'accroissement des Échinides, des Clypéastres et des Spatangoïdes. Les Salenidés ont émigré dans les grandes profondeurs, ainsi que la plupart des Cidarides; les Clypéastres, pour la plupart, sont confinés dans les mers chaudes et les Spatangoïdes eux-mêmes ne se trouvent pas dans la zone littorale immédiate.

§ 4. — Appendices aux Échinides.

I. — *Affinités des Échinides. Cystoéchinides.*

Dans la nature actuelle, les Echinides forment un groupe absolument distinct, terminal, qui n'est lié aux autres classes d'Échinodermes par aucun type intermédiaire. C'est avec les Astéroïdes que les Échinides ont le plus d'analogie au point de vue anatomique.

Les Échinides constituent une branche terminale, qui a évolué sans donner naissance à un type nouveau, et qui dérive elle-même du groupe des Cystidés, souche commune de tous les Échinodermes. Deux types de passage intéressants montrent par quel processus s'est effectuée la spécialisation des formes généralisées des Cystidés. Ces types de transition se rattachent directement au groupe de Cystidés pourvus d'un très grand

nombre de plaques irrégulières, et de 5 sillons ambulacraires.

Cystocidaris Zittel [*Echinocystites*, W. Thomson (1)] ressemble beaucoup plus à un Oursin qu'à un Cystidé (fig. 146). La forme est ovale; la bouche, située à l'un des pôles, est pourvue de 5 puissantes mâchoires. Les deux pôles sont reliés par 5 zones ambulacraires droites; chacune d'elles est formée de 2 moitiés constituées par 2 rangées de petites plaques alternantes percées de 2 pores. Mais une première différence avec les Échinides consiste en ce que le milieu de chaque zone ambulacraire est occupé par une crête formée d'une double rangée de plaquettes plus petites. De plus, les zones ambulacraires sont constituées par des plaques nombreuses de toutes les formes; la plupart d'entre elles portent un tubercule surmonté d'un piquant, ou bien

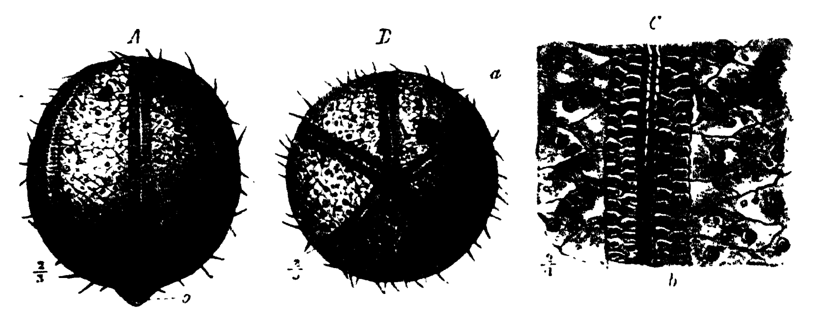


Fig. 146. — *Cystocidaris pomum* W. Th. Silurien supérieur, Leintwardine. — A, vu de côté. — B, vu par la face supérieure. — C, détails d'une aire ambulacraire. — *m*, plaque madréporique (?); *o*, bouche, avec mâchoire, *a*, anus. Restauration d'après W. Thomson (emprunté à Steinmann).

des tubercules plus petits. Enfin l'anus est excentrique, et porté par une pyramide formée de petites plaques. De l'appareil apical on ne connait que la plaque hydrophore et encore sa détermination est-elle bien douteuse. — Silurien supérieur d'Angleterre.

Mesites Hoffm., de l'Ordovicien des provinces baltiques, s'éloigne davantage du type Échinide. Il y a encore des zones anambulacraires formées d'un grand nombre de plaques irrégulières et dans l'une desquelles est situé l'anus. Mais les zones ambulacraires ne sont plus composées chacune que d'une double rangée de plaquettes entre lesquelles est un sillon médian. De plus les plaques anambulacraires sont percées de doubles pores identiques à ceux de beaucoup de Cystidés; enfin l'animal était fixé. La

(1) W. Thomson, *Edinburgh new philosophical journal*, 1861.

forme générale est pentagonale, très bombée. On considère généralement cette forme curieuse comme située à égale distance des Cystidés et des Échinides.

L'origine des Échinides, d'après ce qui précède, doit donc être cherchée dans un groupe déterminé de Cystidés. Les formes pourvues de nombreuses plaquettes et de sillons ambulacraires rayonnant autour de la bouche auraient donc, dans cette théorie, qui nous paraît de beaucoup la plus vraisemblable, évolué de la manière suivante : les zones ambulacraires partent primitivement de la bouche, et se sont prolongées jusqu'au pôle opposé qui était primitivement le pôle fixé. L'anus, à ce stade, est encore dans une des zones anambulacraires dont le nombre des plaques n'est pas fixé (*Cystoéchinides*). Au stade suivant (Échinides polyplaxidés) l'anus a passé au centre du pôle aboral, et à partir de ce moment le péristome reste toujours atteint par les zones ambulacraires. Les plaques qui entourent le périprocte se régularisent peu à peu, d'abord en plusieurs cycles, puis en 2 cycles chez les Oursins ordinaires; le processus à ce point de vue est parallèle à celui qui a constitué le calice des Crinoïdes. La symétrie pentaradiée, une fois constituée, se maintient chez les Exocycles, mais est masquée plus tard par la symétrie bilatérale chez les Exocycles, où la sortie de l'anus hors de l'appareil apical se fait par une évolution secondaire qui rappelle seulement par l'apparence le caractère des formes ancestrales.

II. — *Blastoéchinides*.

Une place à part doit être réservée à un type synthétique isolé et curieux, *Tiarechinus* Neum. du Trias de Saint-Cassian (fig. 147). C'est un fossile presque hémisphérique, de très petite taille, où les lignes de suture des plaques se distinguent très difficilement. D'après Lovén, l'appareil apical est démesurément développé et formé de 2 couronnes de 5 plaques, s'avançant presque jusqu'au milieu des côtes. Entre les 5 aires ambulacraires sont des aires absolument anormales : chacune d'elles (fig. 147, D) est formée seulement de 4 plaques : la première, impaire (*a*), est adjacente au péristome; les 3 autres, très allongées (*b*), sont disposées côte à côte et vont jusqu'aux pièces apicales. Tout le test est couvert de granulations, mais l'on ne rencontre de forts tubercules pour l'insertion des radioles que tout auprès du péristome : il y a seulement quatre de ces tubercules par zone interambulacraire; ils sont très volumineux et situés sur chacune des plaques précitées. Les zones ambulacraires sont constituées comme chez les Cidaridés : elles sont formées de plaques simples, percées chacune de deux pores ambulacraires.

Une forme aussi aberrante ne pouvait manquer de donner lieu à de nombreuses discussions. Agassiz et Lovén veulent voir dans *Tiarechinus* un type ancestral et embryonnaire. Neumayr fait observer que l'appareil apical ne rappelle en rien celui des formes paléozoïques. M. Munier-Chalmas est frappé par certaines ana-

logies avec les Blastoïdes : l'ensemble des 2 plaques *b* qui comprennent chaque ambulacre et de la plaque radiale *d*, paraît correspondre aux radiales bifurquées des Blastoïdes. La pièce deltoïde de ces derniers serait représentée par la pièce impaire *c*.

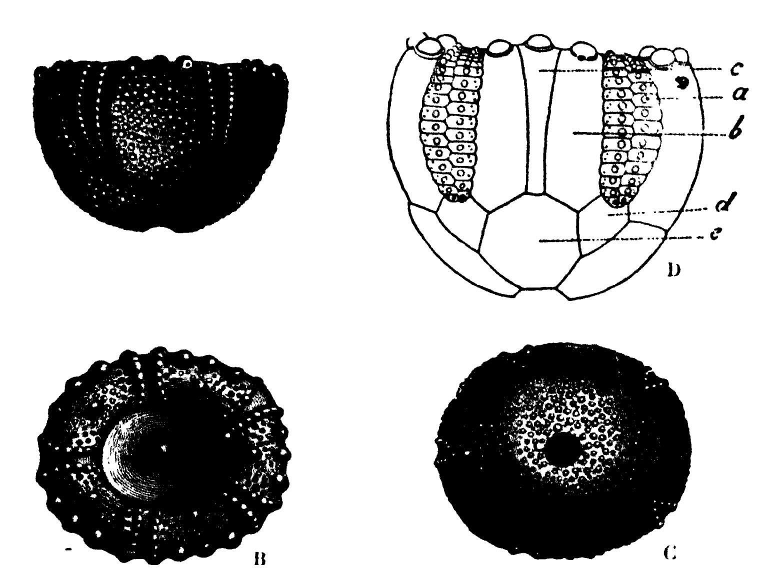


Fig. 147. — *Tiarechinus princeps* Laube (Trias de Saint-Cassian). — A, vu de côté, grandeur naturelle et grossi ; B, face inférieure ; E, face supérieure. D, disposition des plaques (LOVÉN).

Cette conception n'implique pas un lien de parenté immédiat entre les Blastoïdes et les Echinides. *Tiarechinus* serait un type ynthétique aberrant comme nous en verrons encore des xemples dans d'autres groupes.

5e Classe. — ASTÉROÏDES.

Échinodermes dépourvus de tige, pourvus de piquants, et dont le corps se compose normalement d'un disque central et de bras rayonnants.

Les Astéroïdes sont toujours des animaux très aplatis, présentant une face ventrale au centre de laquelle est la bouche, et une face dorsale où s'ouvre l'anus quand il existe. Les aires ambulacraires sont toujours limitées à la face ventrale ; elles sont généralement plus étendues en longueur que les aires interambulacraires, et constituent des bras mobiles, en nombre variable,

mais généralement au nombre de 5. Les zones ambulacraires se continuent toujours jusqu'à la bouche.

1er Ordre. — STELLÉRIDES.

Astéroides dont les bras contiennent des dépendances du tube digestif et des organes génitaux; les bras sont creusés d'un sillon ambulacraire large et profond.

Squelette des Stellérides. — Le squelette du disque se compose à la face dorsale de nombreuses plaquettes pourvues de piquants, et parmi lesquelles on distingue nettement la *plaque hydrophore*. Parfois ces plaques se résolvent en granulations épaisses dans une carapace coriace.

Le squelette des bras se compose de pièces formant des anneaux tous semblables, disposés métamériquement depuis la bouche jusqu'à l'extrémité du bras, et nommés *vertèbres*. La face ventrale forme un sillon profond qui loge un vaisseau ambulacraire et les organes s'y rattachant. Ceux-ci sont donc à l'extérieur de l'anneau qui protège seulement les diverticules des organes digestifs et génitaux. Une coupe verticale du bras montre les pièces qui composent chaque vertèbre. Sur la face ventrale, de chaque côté de la ligne médiane est une pièce *ambulacraire*, formant la paroi du sillon; puis une pièce *adambulacraire*, de chaque côté du sillon ambulacraire. Les bords du bras sont protégés de chaque côté par deux pièces *marginales*, l'une dorsale l'autre ventrale, qui viennent au contact. Entre la marginale ventrale et la pièce adambulacraire se trouvent souvent une ou plusieurs pièces *intermédiaires*. La face dorsale du bras est occupée par des pièces *dorsales* ordinairement indistinctes, dissociées et réduites à des granulations cutanées.

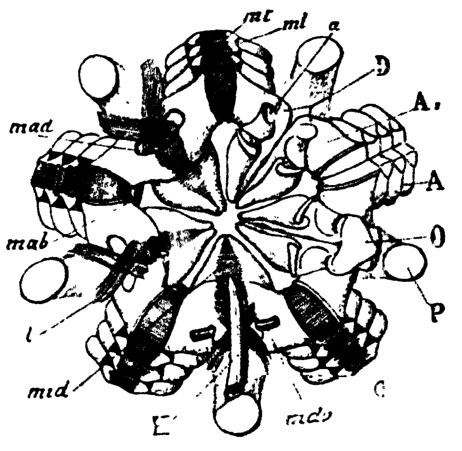


Fig. 148. — Région buccale d'un Stelléride actuel (*Pentaceros turritus*), vue par la face interne. Les parties molles ont été enlevées à droite sur deux paires de dents et l'odontophore à l'une d'elles. — A, A, pièces ambulacraires; D, dents d'une même paire, formées par les deux premières pièces adambulacraires; O, odontophores; P, pilier dorso-ventral interbrachial; H, tube hydrophore; *mt*, *ml*, *mab*, etc., muscles; *l*, ligament croisé (VIGUIER).

Lorsque les bras sont indistincts et se confondent plus ou moins avec le disque, la structure de chaque rayon du disque reste la même, seulement les plaques intermédiaires ventrales et les plaques dorsales deviennent extrêmement nombreuses (*Goniaster*).

Les plaques ambulacraires présentent un contraste important avec ce qu'on observe dans toutes les autres classes d'Échinodermes; elles se correspondent exactement d'un côté à l'autre de la ligne médiane, au lieu d'être alternantes; de plus elles ne sont pas perforées pour le passage des pieds

ambulacraires, comme cela a lieu chez les Oursins : les pores par où passent ces appendices se trouvent *entre* deux plaques consécutives. Chaque sillon ambulacraire se termine par une petite plaque impaire percée d'un trou par où passe un nerf qui aboutit à un organe sensoreil (œil). Ces plaques sont probablement les homologues des 5 plaques pseudocellaires ou radiales des Oursins comme le prouve surtout leur développement ; elles naissent en effet vers le centre de la région dorsale et sont portées à l'extrémité des bras par le développement intercalaire de cette région.

Classification. — Ce caractère ne se trouve pas réalisé chez la plupart des Stellérides paléozoïques, pour lesquels on a constitué le groupe des *Encrinastéroïdes*. Ces plaques ambulacraires alternent en effet d'une rangée à l'autre. Ce groupe important diminue la distance qui sépare les formes actuelles d'Astéries des autres classes d'Échinodermes. Au point de vue de la forme extérieure, les Encrinastéridés présentent les variations qu'on re-

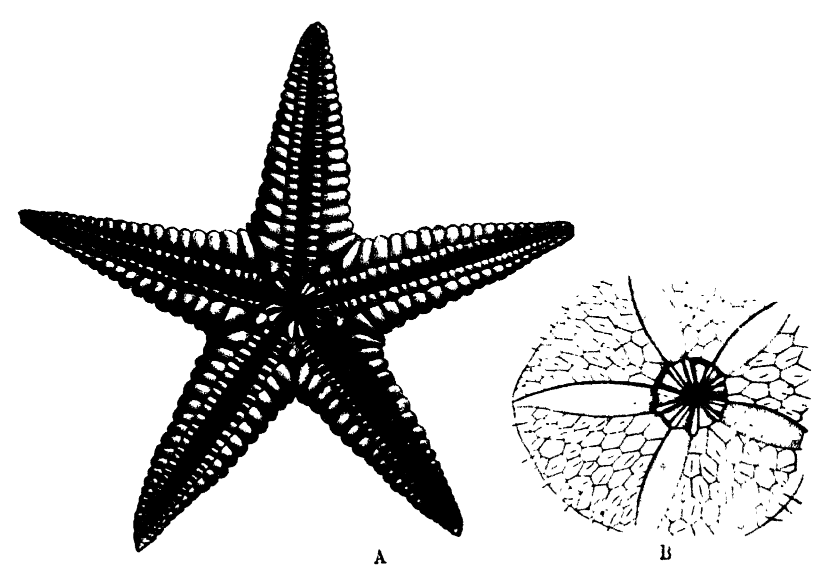


Fig. 149. — Encrinastéridés. — A, *Palæaster Eucharis* Hall. Dévonien (Hall). — B, *Palæodiscus ferox* Hall (Wright).

trouve dans les Astéries néozoïques. Ainsi *Palæaster* Hall (fig. 148, A) très répandu du Silurien au Carbonifère a 5 bras triangulaires bordés de grandes plaques marginales ; le disque s'élargit et les bras se réduisent chez *Palasterina* M'Coy ; le corps devient tout à fait pentagonal chez *Palæodiscus* Salt. (fig. 149, B). Le genre dévonien important *Aspidosoma* Goldf (*Encrinaster* Hœck.) a un disque volumineux et 5 bras pétaloïdes. On y observe une particularité exceptionnelle : les plaques des bras, sur les deux faces, se prolongent presque vers le centre, de manière que la figure pétaloïde soit complètement fermée ; d'autres plaques marginales bordent cependant les côtés du disque.

Les *Euastéroïdes* sont les Astéries où les plaques ambulacraires sont en regard d'une rangée à l'autre. Ce groupe est riche en espèces qui ont apparu peu à peu depuis le Dévonien sans subir de modifications importantes ; il n'y a pas de famille fossile qui n'ait ses représentants actuels.

Il existe deux séries principales de formes. chez les *Phanerogonia*, les plaques marginales sont très développées ; il n'y a jamais que deux rangées

de pieds ambulacraires pour chaque zone. Les genres *Astropecten* Linck,

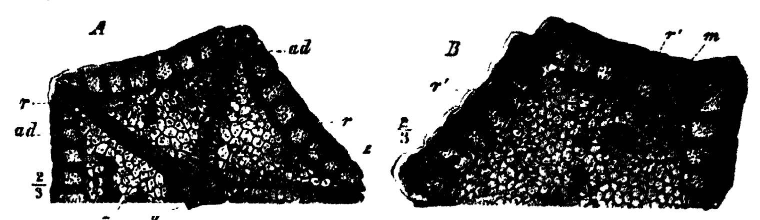


Fig. 150. — *Goniaster Parkinsoni* Forb. Turonien. — A, face ventrale; B, face dorsale; *o*, plaques orales; *ad*, plaques adambulacraires; *r*, plaques marginales inférieures; *r'*, plaques marginales supérieures; *z*, plaques de recouvrement; *m*, plaque hydrophore (à l'intérieur) (Forbes).

Goniaster Ag. (fig. 150), *Goniodiscus* Müll. et Trosch. *Pentaceros* Linck, sont communs dans de nombreux étages.

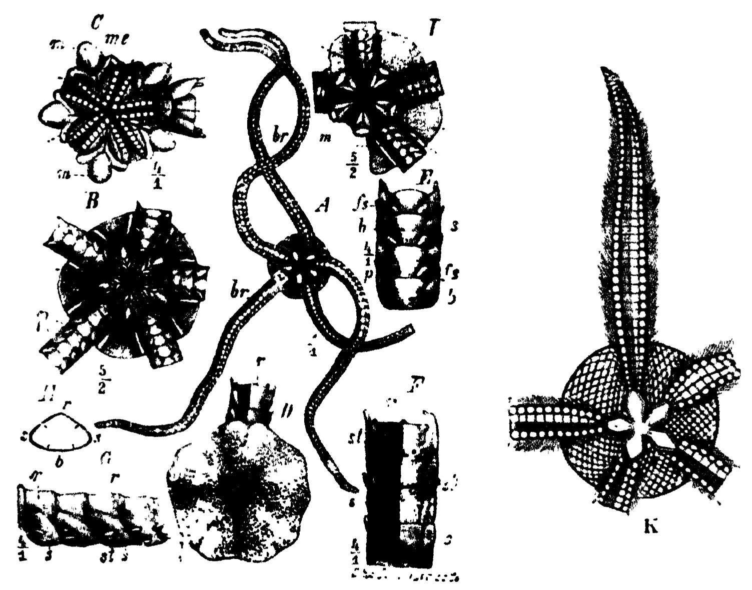


Fig. 151. — Ophiurides. — A-H, *Ophioceramis ferruginea*, Böhm. Oxfordien. — A, l'animal complet, face ventrale; B, le disque, de même; C, squelette buccal, de même; D, le disque, face dorsale; E, fragment de bras, face ventrale, F, le même, face dorsale; G, le même de côté; H, coupe schématique d'un bras. — I, *Geocoma planulata* Quenst. Kelheim, face ventrale du disque ; [*br*, bras ; *b*, plaque ventrale des bras ; *r*, plaque dorsale ; *s*, plaques latérales ; *p*, pores ambulacraires ; *fs*, écailles ambulacraires ; *m*, plaques orales ; *me*, odontophores (les dents sont supposées enlevées)]. (Emprunté à Steinmann.) — K, *Protaster Miltoni* Forbes. Silurien supérieur (Hall.)

La série des *Cryptogonia* comprend les formes où les plaques marginales sont indistinctes, genres principaux : *Asterias* L. (Lias-Actuel), *Solaster* Forbes (Jurassique-Actuel).

2e Ordre. — OPHIURIDES.

Astéroïdes dépourvus d'anus, dont le corps se compose d'un disque central et de longs bras où les organes viscéraux ne se prolongent pas, et dont la gouttière ambulacraire ventrale est close.

Le squelette des bras se compose de *vertèbres*, constituées chacune par deux plaques symétriques soudées, qui logent entre elles à leur face inférieure les organes ambulacraires. A chaque vertèbre correspond un anneau extérieur de 4 plaques tégumentaires qui, elles, ne se creusent pas en sillon ventral (fig. 151, H). Les plaques latérales des deux côtés viennent par endroits au contact d'un côté à l'autre à la face ventrale du bras ; mais elles enchâssent des pièces ventrales médianes, disposées normalement sur une seule série. Les pieds ambulacraires passent par des pores entre deux plaques successives. Le squelette des bras se continue jusqu'à la bouche à la face inférieure du disque, tandis qu'il s'interrompt au bord de celui ci à la face superieure.

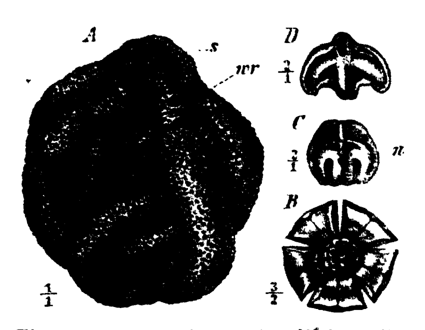


Fig. 152. — *Onychaster flexilis* M. et W. (calcaire carbonifère, Indiana). — A, individu complet, les bras repliés en dessous ; *s*, disque ; *vr*, vertèbres ; B, squelette buccal, face dorsale le tégument supérieur étant entré ; C, D, vertèbre.

Les Ophiures ne sont pas très rares à l'etat fossile ; mais elles n'offrent pas de type très distinct des formes actuelles. Les formes les plus importantes sont les *Protophiurides* paléozoïques, où la face inférieure des bras présente deux rangées de plaques ventrales qui ne sont pas soudées sur la ligne médiane. Chez *Protaster* Forbes, du Silurien, le disque est couvert de petites plaquettes écailleuses (fig. 151, K).

Chez les *Ophiurides* proprement dites, il existe sur la ligne médiane une seule rangée de plaques ventrales. Genres principaux : *Ophiurella* Ag., Dévonien ; *Aspidura* Ag., très répandu dans le Muschelkalk ; *Ophiocoramis* Lym. (fig. 151) Jurassique et Actuel, *Geocoma* d'Orb. Jurassique (fig. 151, I) ; *Ophioderma* Lym. Crétacé, tertiaire.

Les Ophiures à bras flexibles dépourvus de plaques, où la peau n'est renforcée que par des granulations, constituent le groupe des *Euryalidés*. Les bras sont simples chez *Onychaster* M. et W. Carbonifère (fig. 152), et bifurqués chez *Eucladia* Woodw. (Silurien) comme chez les *Astrophyton* Linck actuels.

Transition des Cystidés aux Astéroïdes (Cystoastéroïdes).

Les deux ordres des Astéroïdes ont entre eux des affinités multiples, et le genre actuel *Brisinga*, pourvu d'un disque circulaire et de bras où se logent les organes, vient se placer exactement entre eux comme intermédiaire. Mais la classe dans son ensemble est tout à fait isolée, et n'a de points de contact qu'avec les Cystidés.

Comme les Échinides, les Astéroïdes proviennent de types de

Cystidés à plaques multiples, et à sillons ambulacraires larges et simples. Le premier type dans la série progressive du Silurien d'Amérique est *Hemicystites* Hall. La forme du corps dans ce fossile à l'état jeune est élevée; la face ventrale présente 5 zones ambulacraires assez larges et courtes formées de 2 rangées de plaquettes; le reste du corps est couvert de plaques qui ressemblent à des écailles. Avec l'âge la forme devient plus ramassée.

Agelacrinus Vanux. (fig. 153) diffère du genre précédent par la forme plus surbaissée et l'allongement des aires ambulacraires, qui, dans quelques espèces, sont contournées et qui sont formées de 4 rangées de plaquettes; le corps est fixé par toute l'étendue de sa face dorsale, parfois sur une coquille (*A. Cincinnatiensis*). Dans ces deux genres l'anus s'ouvre sur une petite pyramide dans un interambulacre. La bouche est au centre : elle est bordée de petites plaques (Silurien, Dévonien, Carbonifère).

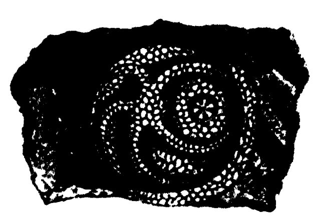


Fig. 153. — *Agelacrinus Cincinnatiensis* Röm. (Ordovicien, Cincinnati) (Hall).

Chez *Edrioaster* Bill. les plaquettes des ambulacres ménagent entre elles des pores, au nombre de 2 de chaque côté. Ce caractère subsiste chez les *Encrinastéridés* décrits plus haut, où le type Astéroïde se précise : la forme générale devient plus aplatie et les deux faces du corps commencent à se différencier.

6e Classe. — HOLOTHURIDES.

Échinodermes dont le corps libre allongé, cylindrique, ne présente jamais de bras; le tegument n'est jamais renforcé par des plaques calcaires continues, mais il présente des spicules de forme particulière.

Le faible développement de l'appareil calcaire, réduit à des spicules microscopiques, constitue une circonstance très défavorable à la conservation des Holothuries à l'état fossile. Mais la forme très spéciale de ces spicules permet de déterminer avec certitude, lorsqu'on les rencontre, s'ils appartiennent à des Holothuries.

Ce sont, en général, des plaquettes circulaires ou ovales, percées de trous, des sortes de roues avec des rayons, des ancres et des crochets. Ces éléments, quelle que soit leur taille, présentent toujours, au microscope, l'aspect réticulé caractéristique des parties du test chez les Échinodermes.

Mais d'autre part la détermination générique de ces petits ossicules est difficile, et l'on ne peut même souvent pas les rapporter avec certitude aux familles actuelles.

Les spicules d'Holothuries les plus anciens que l'on puisse déterminer comme tels proviennent du Carbonifère d'Écosse (R. Etheridge). Ils sont rapportés au genre spécial *Achistrum* et ressemblent à ceux des Synaptes. M. Schlumber-

ger a retrouvé dans l'Éocène inférieur et moyen des spicules appartenant aux genres actuellement vivants *Chirodota* Esch. *Synapta*, Esch et à des genres voisins *Theelia* Schl., etc.

Le genre *Chirodota* Esch. semble représenté dans le Carbonifère, le Jurassique, l'Éocène et le Pliocène; enfin il est intéressant de constater que *Psolus* Oken à sole ventrale différenciée, et qui est un type de mer profonde, se retrouve dans le Quaternaire.

L'origine des Holothuries est tout à fait incertaine. On les considère généralement, au point de vue anatomique, comme un type adapté, dérivé des Échinoïdes. Mais divers auteurs tendent à y voir un type très primitif, représentant certaines formes de Cystidés. Il convient, pour se prononcer, d'attendre la publication des recherches entreprises par Ludwig sur l'embryologie de ces animaux.

Appendice aux Échinodermes.

Homologie des parties du test et phylogénie des Échinodermes (1).

Dans les chapitres qui précèdent, nous avons à dessein laissé de côté toute comparaison entre des parties du test chez les diverses classes d'Échinodermes. Les questions d'homologie et d'enchaînement, particulièrement délicates, ne peuvent être abordées qu'en supposant connus les principaux types.

La difficulté du problème tient principalement à l'insuffisance des documents embryogéniques : les Astéries et les Oursins ont pour la plupart un développement indirect, la forme définitive se développant aux dépens d'une larve adaptée à la vie pelagique (*Bipinnaria, Pluteus*). Les formes vivipares de grandes profondeurs, dont le développement est direct, ne sont pas suffisamment connues. Enfin le développement post-embryonnaire donne, il est vrai, des résultats intéressants pour la phylogénie, mais seulement à l'intérieur d'une classe.

Développement de l'appareil apical et du calice. — Le cas le plus simple est celui des *Échinides*. On admet généralement qu'il apparaît tout d'abord 11 plaques : 1 centrale, puis 2 cycles alternant de 5 plaques. Le premier cycle donne les basales (génitales), le second les radiales (ocellaires). Bury a montré récemment (2) que les basales se développent avant les autres : sur le *Pluteus* apparaissent 5 plaques basales dont 3 plus développées que les autres.

Chez les *Crinoïdes* (*Antedon*), on voit aussi de très bonne heure 11 plaques, mais ici les deux cycles ne sont pas alternants : ils forment les basales et les orales, qui sont interradiales ; les 5 radiales se montrent plus tard (Götte). On voit déjà que les orales n'ont pas d'homologues chez les très jeunes Oursins.

Les *Stellérides* montrent en général 6 plaques, 1 centrale, et 5 situées dans les radius, qui sont ensuite portées à l'extrémité des bras et deviennent les plaques ocellaires ou terminales. Les basales apparaissent plus tard sauf chez *Asterina* où elles se montrent en même temps que les autres.

Chez les *Ophiurides*, dans le cas le plus simple (*Amphiura*), on voit une plaque centrale, 5 radiales et 5 terminales (Lyman, Ludwig, etc.).

Ce qui précède montre tout d'abord que pour établir des homologies, on ne peut pas tenir compte rigoureusement de l'ordre d'apparition.

L'interprétation la plus simple qui semble indiquée consiste à considérer la plaque centrodorsale comme homologue à elle-même dans toute la série; les basales seraient aussi homologues, enfin les radiales des Échinides seraient homologues aux radiales des Crinoïdes.

(1) Neumayr, *Die Stämme des Thierreichs*. 1889.
(2) Bury, *Quart. Jour. micr. Science*. 1889.

Des graves objections peuvent être présentées contre cette opinion si naturelle.

1° *La plaque centrodorsale ne semble pas homologue à elle-même dans la série des Crinoïdes.* Elle apparaît en effet chez la larve d'*Antedon*, non pas comme une plaque indépendante, mais comme une production secondaire formée par la soudure de 5 processus issus des basales pendant qu'elles sont encore à l'état de réticulum. Cela semblerait indiquer par suite que la plaque centrodorsale d'*Antedon* correspondrait à l'ensemble des 5 infrabasales des Crinoïdes dicycliques. Elle présente d'ailleurs chez *Agassizocrinus*, et les *Apiocrinides* des sillons qui montrent que sa position périphérique se laisse diviser en 5 secteurs. Mais d'autre part, plusieurs Crinoïdes, comme *Marsupites*, présentent simultanément une plaque centrale et 5 infrabasales très développées. Nous verrons tout à l'heure comment on peut interpréter ces différences, mais il semble établi pour nous que la plaque centrodorsale n'est pas homologue à elle-même dans la série des Crinoïdes.

2° *Les radiales des Échinides ne peuvent être homologuées exactement aux terminales des Astéroïdes.* En effet, si l'homologation paraît évidente lorsque chez les Stellérides il n'existe qu'un cycle de radiales, elle n'est plus possible dans le genre *Zoroaster* par exemple, où un cycle interne de radiales reste soudé à l'appareil apical, tandis que les terminales cheminent jusqu'à l'extrémité des bras. On ne pourrait pas non plus expliquer dans cette théorie les variations étonnantes que Lyman et Carpenter ont mises en évidence chez *Ophiurides*. Dans ce groupe, autour d'une plaque centrale se développent 5 radiales qui passent à l'extrémité des bras; puis en dedans apparaissent 5 autres radiales et en dedans de celles-ci d'autres cycles si variables en nombre et en position que l'on peut y retrouver à volonté tous les types réalisés chez les autres Échinodermes. Par exemple l'on peut avoir, abstraction faite des plaques terminales :

$$1\,CD,\ 2\times 5B,\ 5R$$
$$1\,CD,\ 5B,\ 2\times 5R.$$
$$1\,CD,\ 10\,(B+R)$$
$$1\,CD,\ OB,\ 5R$$
$$1\,CD,\ 3\times 5B.$$

Ces exemples, rapprochés par Neumayr, prouvent qu'il est illusoire d'homologuer *cycle par cycle* les plaques calicinales des Échinodermes. On sait que le nombre des cycles de radiales des Crinoïdes est très variable, et il ne peut être question de considérer des phénomènes de dédoublement de plaques comme ayant une importance fondamentale.

Types primitifs des Crinoïdes et des Échinides. — D'après ce qui précède, l'homologie des basales et des radiales, considérées dans leur ensemble, semble subsister, mais de nouvelles difficultés apparaissent : l'une d'elles consiste dans l'interprétation qu'il faut donner aux infrabasales des Crinoïdes dicycliques; une autre consiste dans la différence profonde qui existe entre les appareils apicaux des Échinides paléozoïques et ceux des Échinides diplaxidés, que nous avons jusqu'ici considérés comme appartenant au type normal. Ces objections sont fondamentales. Il n'est pas légitime en effet, pour établir les homologies, de s'adresser exclusivement à des types relativement récents comme *Antedon*, les Échinides diplacidés, et les Euastérides. La comparaison doit être établie au contraire de préférence entre les types paléozoïques qui sont nécessairement plus voisins des types primitifs. Or cette comparaison donne des résultats tout à fait opposés à ceux que nous venons d'énoncer. En ce qui concerne les Crinoïdes, Neumayr établit nettement, d'après Wachsmuth et Springer, que le type dicyclique est plus ancien et plus primitif que le type monocyclique, et il prouve que les Crinoïdes pourvus de 2 cycles alternants de basales avaient de plus une plaque centrodorsale distincte.

D'autre part, aucun des Échinides paléozoïques, dont l'appareil apical est

aujourd'hui connu, n'a 2 cycles alternants de 5 basales et de 5 radiales : ils ont *au moins un cycle de 10 plaques*, parfois plusieurs, et la seule exception connue est *Palæchinus sphæricus* où les radiales s'intercalent comme des coins entre les basales. Il nous semble établi par la comparaison des divers types et par l'exemple des Diplacidés à appareil intercalaire comme *Cidaris coronata*, que l'appareil dicyclique s'est produit par le refoulement vers l'extérieur des plaques radiales, tandis que les basales venaient progressivement au contact. En somme, la différence entre le calice des Crinoïdes et l'apparell apical des Échinides croît à mesure qu'on s'adresse à des types de plus en plus anciens.

Toutes ces contradictions mettent en évidence un fait important. Nous disons que deux organes sont homologues dans deux groupes distincts, lorsqu'ils résultent de modifications diverses apportées *à un même organe* dans l'ancêtre commun de ces deux groupes. Or, si nous ne pouvons établir l'homologie des cycles de plaques occupant la même position dans les diverses classes d'Échinodermes, cela semble prouver que ces cycles n'étaient pas encore différenciés lorsque les classes sont devenues distinctes. Présentée à ce point de vue, la question s'éclaire nettement et la solution dépend de la recherche de l'arbre généalogique des Échinodermes.

Phylogénie des diverses classes. — On tend de plus en plus, malgré l'autorité incontestable de Zittel, à considérer les *Cystidés* comme un groupe synthétique hétérogène, d'où sont sorties, par des spécialisations diverses, toutes les autres classes d'Échinodermes. Nous avons insisté avec détail sur les formes de passage qui semblent relier nettement les Cystidés aux Blastoïdes, aux Crinoïdes, aux Échinides et aux Astéroïdes. Si de ces divers types nous remontons aux Cystidés les moins différenciés, nous pouvons nous faire une idée de la manière dont se sont formés divers types les plus éloignés dès l'époque primaire.

De cette comparaison résulte en premier lieu que la *bouche est homologue à elle-même dans toute la série*. Elle détermine la face ventrale opposée à celle par où l'animal est fixé. Il en part constamment les *ambulacres*, dont l'homologie nous semble aussi établie : les divers Cystidés montrent en effet tous les types d'ambulacres réalisés dans les autres classes ; ce sont en effet ou bien des sillons peu indiqués, bordés de deux rangées marginales de plaquettes, ou bien des sillons plus larges, bordés de 4 rangées de plaquettes. L'origine des bras est indiquée de même : ils apparaissent comme des appendices dans le prolongement des ambulacres ; le problème de l'homologie des bras des Crinoïdes avec les ambulacres des Oursins est résolu par ce fait même, puisque les Cystidés montrent les deux sortes d'organes associés. Les ambulacres peuvent d'ailleurs présenter deux modifications importantes : ou bien ils sont hérissés de pinnules (Blastoïdes, bras des Crinoïdes) ou bien percés de pores par où sortent les pieds ambulacraires. Cette spécialisation dans deux sens différents ne nous paraît pas un argument contre l'homologie des organes.

Ce n'est qu'à un stade très éloigné, lorsque le type a déjà subi une longue évolution, que les ambulacres peuvent abandonner la bouche et rayonner en apparence autour de l'appareil apical. Ce fait ne se produit que chez les Oursins les plus différenciés et les plus récemment apparus. Chez tous les Endocycles et la plupart des Exocycles, les ambulacres s'étendent sans interruption du péristome au périprocte.

L'*anus* à l'origine est toujours excentrique et situé dans une zone interambulacraire (Cystidés) ; ce fait est permanent chez les Crinoïdes. Chez les Échinides il a passé de bonne heure au centre de l'appareil apical : mais il est à remarquer qu'il est encore excentrique chez *Cystocidaris* ; de plus, chez les très jeunes Échinides, la place qu'il occupera au centre de l'appareil apical est remplie au début par la plaque centrodorsale. Cette disposition reste permanente chez les Salénidés qui apparaissent à cet égard comme un type régressif des plus importants.

Pour interpréter la disposition des plaques calicinales, il faut remonter

jusqu'aux formes les plus simples des *Cystidés*. Nous avons vu que dans plusieurs types très anciens (par exemple *Aristocystites*, du Cambrien), les plaques sont disposées sans aucun ordre, et ne présentent aucune disposition en cycle. Ce type primitif a dû évoluer dans deux directions. Il peut arriver que les plaques restent petites, très nombreuses (Sphæronitidés, etc.), et ne manifestent aucune tendance à la disposition en cycles. Les ambulacres restent disposés sur le test et ne se prolongent pas sur des bras et tendent à s'allonger dans la région dorsale. C'est ainsi qu'ont pu se constituer des types tels que *Agelacrinus*, *Mesites*, *Cystocidaris*, où la disposition pentamérale est déjà bien indiquée et qui nous mènent aux Asteroïdes et aux Échinides. Les zones ambulacraires, d'abord composées de plaquettes nombreuses, irrégulières, tendent à se régulariser de plus en plus; mais nous savons que chez les Échinides paléozoïques le nombre des rangées n'est pas encore définitivement fixé, et peut varier de 1 à 9. Lorsqu'il se fixe au nombre 2, le type Échinide est constitué et se maintiendra sans modification dans ce sens. La même remarque doit s'appliquer aux plaques apicales, quoique l'appareil apical de *Cystocidaris* ne soit pas connu. Les Cystidés dans leur ensemble montrent que la régularisation des cycles se fait principalement à la partie basilaire : elle a dû être une conséquence naturelle de la position nouvelle de l'anus au centre de la région aborale.

De très bonne heure dans d'autres types de Cystidés les plaques se sont disposées suivant des cycles alternants (*Lichenoïdes*, *Caryocrinus*). Il est intéressant de constater que ce fait se montre principalement dans les formes pourvues de bras. Le type Crinoïde résulte par suite nettement de la fixation du type *pentaméral* dans les formes ainsi constituées.

Les Blastoïdes proviennent, par un processus de régularisation analogue, de Cystidés à larges ambulacres et pourvus de bras. Leur origine a été indiquée plus haut avec détails. En ce qui concerne les *Holothuries*, la rareté des documents embryogéniques et paléontologiques nous oblige à rester dans la réserve.

Type de structure. — Une dernière question reste à résoudre, c'est celle qui a trait au type de structure des Échinodermes. Quel est le mode de symétrie qu'il faut considérer comme fondamental? D'après tout ce qui précède, nous pouvons admettre que les formes primitives étaient fixées, et ne présentaient ni la symétrie bilatérale ni la symétrie rayonnée. La question de savoir si les formes bifaciales (*Pleurocystidés*) sont plus primitives que les formes sphéroïdales, comme les *Sphæronitidés*, ne nous semble pas actuellement susceptible de solution. Les observations récentes de Bury tendent à montrer que chez les larves d'Ophiures et d'Astéries, les plaques apicales forment deux séries longitudinales, situées dorsalement par rapport au tube digestif, de même chez les Crinoïdes les orales naîtraient aux dépens de l'entérocèle droit, et les basales aux dépens de l'entérocèle gauche; d'après l'auteur, dans le type primitif, la bouche, l'anus, et le pore hydrophore qui est d'abord unique chez les Crinoïdes et aboutit à un canal homologue du canal hydrophore des Échinides et des Astéroïdes, forment une série continue dans un même interradius. Doit-on en conclure que la symétrie bilatérale est primitive chez les Échinodermes? Cela ne nous semble pas prouvé, car ces observations portent sur des formes à développement indirect, où la symétrie bilatérale de la larve peut être considérée comme un fait d'adaptation temporaire à la vie pélagique (E. Perrier).

Quoi qu'il en soit, la symétrie pentaradiée s'établit de très bonne heure dans toutes les classes d'Échinodermes, elle commence déjà à être incomplètement indiquée chez beaucoup de Cystidés et se trouve réalisée dans toutes les formes de passage de cette classe aux autres classes, ainsi que dans les formes les plus anciennes de ces dernières. Elle reste cependant imparfaite, en ce sens que chez les Crinoïdes, l'anus reste dans un interradius et détermine une zone différenciée qui établit une symétrie bilatérale plus ou moins prononcée; chez les Astéroïdes et les Échinides, la plaque hydrophore reste aussi unique et interradiale, mais ne détermine pas de plan de symétrie.

Enfin la symétrie bilatérale apparaît définitivement chez les Échinides exocycles et plusieurs types d'Holothuries, comme un phénomène secondaire dû à l'adaptation de la locomotion d'un type primitivement fixé ou peu mobile.

Embranchement IV ÉCHINODERMES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Éocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. I. CYSTIDÉS																
Cl. II. BLASTOÏDES																
Cl. III. CRINOÏDES																
O. I. HAPLOCRINACÉS																
O. II. SPHÆROIDOCRINACÉS																
O. III. ICHTHYOCRINACÉS																
O. IV. CYATHOCRINACÉS																
O. V. PENTACRINACÉS																
O. VI. SACCOCOMIDÉS																
Cystocrinoïdes																
Cl. IV. ÉCHINIDES																
S.-cl. I. Homognathes																
O. I. HOLOSTOMES																
S. O. I. MONOPLACIDÉS																
S. O. II. POLYPLACIDÉS																
S. O. III. TÉTRAPLACIDÉS																
S. O. IV. DIPLACIDÉS																
O. II. GLYPHOSTOMES																
S. O. I. ENDOCYCLES					?											
S. O. II. EXOCYCLES																
S.-cl. II. Hétérognathes																
S.-cl. III. Atélostomes																
O. I. SYNASTÉRIDES																
A. **Monobasales**																
B. **Tétrabasales**																
O. II. DYSASTÉRIDES																
Cystoéchinides																
Blastoéchinides																
Cl. V. ASTÉROÏDES																
S.-cl. I. Stellérides																
O. I. ENCRINASTÉRIDÉS																
O. II. EUASTÉRIDÉS																
S.-cl. II. Ophiurides																
O. I. PROTOPHIURIDÉS																
O. II. EUOPHIURIDÉS																
Cystoastérides																
Cl. VI. HOLOTHURIDES			?													

Ve EMBRANCHEMENT. — ARTHROPODES.

Animaux segmentés, à symétrie bilatérale, dont le corps est couvert d'un revêtement continu de chitine résistante ; la locomotion se fait par des appendices articulés.

Les Arthropodes constituent un embranchement isolé, parfaitement autonome, sans relation avec aucun autre type du règne animal. Le type le plus inférieur du groupe est la larve *Nauplius* des Crustacés, composée de 3 segments et pourvue de 3 paires d'appendices. Elle n'a aucun équivalent adulte, ni vivant, ni fossile. La presque totalité des groupes actuels sont représentés à l'état fossile, ce qui s'explique par la dureté de l'enveloppe chitineuse, qui produit, principalement dans les dépôts argileux, des empreintes bien marquées.

L'embranchement des Arthropodes se divise en deux sous-embranchements :

1° Les ***Crustacés*** sont des formes aquatiques, à respiration branchiale ; ils forment une longue série continue, dont tous les termes se relient les uns aux autres, et où s'observe facilement la différenciation progressive ;

2° Les ***Trachéates*** sont des formes à respiration aérienne, qui se répartissent dans des groupes distincts, spécialisés, dont les formes connues les plus anciennes sont déjà très différenciées.

1er Sous-embranchement. — CRUSTACÉS.

Arthropodes aquatiques, respirant par des branchies qui sont des dépendances des appendices locomoteurs.

1re Classe. — ENTOMOSTRACÉS.

Crustacés où le nombre des segments n'est pas fixé même dans l'intérieur d'un même ordre : l'organisation est inférieure, et la spécialisation des appendices est peu avancée.

1er Ordre. — BRANCHIOPODES.

Entomostracés pourvus d'une carapace qui protège la tête et le thorax, et qui est tantôt en forme de bouclier, tantôt divisée en deux valves ; pattes en forme de rames lamelleuses lobées, servant à la fois à la mastication, à la natation et à la respiration.

Les Branchiopodes sont les Crustacés les moins élevés en organisation : ce sont ceux où la différenciation des appendices est poussée le moins loin. Les appendices, dans les Branchiopodes inférieurs ou *Cladocères*, sont au nombre de 4 à 6 paires ; chez les Branchiopodes supérieurs ou *Phyllopodes*, il y en a de 10 à 40 paires : ce nombre est remarquablement inconstant pour une même espèce.

Les CLADOCÈRES ne sont pas connus à l'état fossile.

Les PHYLLOPODES vivent actuellement presque tous dans l'eau douce; il y a cependant des formes telles que *Artemia salina*, qui peuvent se trouver dans les eaux saumâtres, et résister à des changements de salure considérables. Les Phyllopodes anciens étaient au contraire marins. Cependant l'un des plus communs, *Estheria* Ruppel, (fig. 154, A), qui n'habite plus



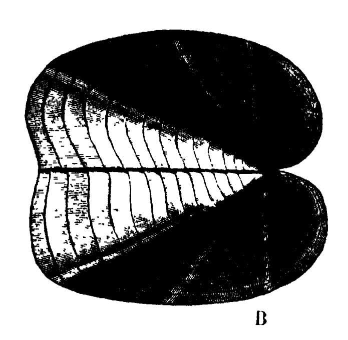


Fig. 154. — Phyllopodes. — A, *Estheria minuta* Alberti. Trias supérieur. — B, *Leaia* (DAWSON).

aujourd'hui que l'eau douce, et exceptionnellement les lagunes, se rencontre fréquemment dans les formations saumâtres ; c'est un des rares fossiles des dépôts gypseux et salifères. La carapace est formée de 2 valves indépendantes, qui se touchent seulement par l'ombilic (*umbo*) autour duquel se disposent les stries d'accroissement. *Leaia* R. Jones (fig. 150, B), diffère du genre précédent par la forme polygonale du contour ; les 2 valves s'accolent sans se souder le long d'une ligne droite qu'on pourrait prendre pour une charnière.

Les *Estheria* datent du Dévonien (*E. pulex*, en Amérique). Elles sont particulièrement abondantes dans le Carbonifère et le Trias.

Les formes voisines des *Branchipus* étaient probablement représentées dès le Tertiaire (*Branchipodites vectensis*, Woodw. (Eocène), d'après Woodward).

2e Ordre. — OSTRACODES.

Les *Ostracodes* sont pourvus comme certains Phyllopodes d'une carapace formée de deux valves, mais ici cette production devient assez étendue pour recouvrir le corps tout entier : ces deux valves peuvent s'écarter par le moyen d'un ligament situé le long de la charnière, et se rapprocher par le jeu de muscles adducteurs. Les appendices se réduisent à 7 paires et sont spécialisées au point de vue morphologique et physiologique. Enfin les segments du corps sont peu distincts.

Les Ostracodes ne sont en général représentés à l'état fossile que par leurs valves, qui sont très peu variables et qui se présentent généralement par leur face externe : les déterminations présentent donc de grandes difficultés. Cependant M. Renault a découvert dans des graines silicifiées du houiller de Saint-Étienne des Ostracodes admirablement conservés qui ont été étudiés par Ch. Brongniart. Non seulement les appendices, mais aussi

les organes internes ont laissé des traces. C'est le cas de *Palæocypris Edwarsi* Brongn. (fig. 155).

Lorsque l'empreinte seule des valves est connue, on considère comme correspondant à la tête l'extrémité la plus contractée.

Le test présente à son extrémité antérieure, sur chaque valve, un tubercule qui représente probablement l'œil. De plus on observe parfois des saillies et des sillons. A l'intérieur on voit l'impression des muscles adducteurs et celle d'un réseau vasculaire.

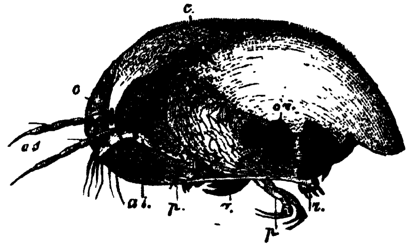


Fig. 155. — *Palæocypris Edward* Brongn. Houiller de Saint-Étienne. Animal silicifié grandi 100 fois. — *c*, carapace; *o*, œil; *as*, antennes supérieures; *ai*, antennes inférieures; *p*, *p'*, pattes; *r*, rame postabdominale; *q*, queue; *ov*, ovaires (Ch. Brongniart) communiqué par M. Gaudry.

La plupart des Ostracodes actuels sont marins (*Cythéridés Cypridinidés*, *Halocypridés*, etc.), quelques *Cypris* Müll. sont d'eau douce, d'autres genres (*Candona* Baird) sont d'eau saumâtre. Il en est de même pour les formes fossiles.

Malgré l'habileté avec laquelle Rupert Jones a étudié les Ostracodes fossiles, il est difficile, à cause de la nature même de cette étude, de se faire une idée de l'évolution de ces animaux. L'extrême ancienneté des Ostracodes est un fait important : *Leperditia* apparaît avec *Lingulella* dans les premières couches fossilifères du Cambrien. D'autres genres nombreux apparaissent aux époques Paléozoïques. *Leperditia* Rouault (fig. 156, A, B, C), a ses deux valves un peu inégales, lisses, pourvues d'un petit tubercule oculaire; la charnière est droite, le test est bombé, orné d'un petit sillon normal à la charnière. Chez *Primitia* Jones et Holl (Silurien), ce sillon est

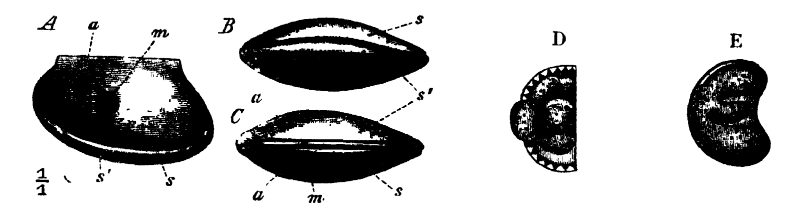


Fig. 156. — Ostracodes. — A, B, C. *Leperditia Hisingeri* Schm. Bohémien. Gotland. — A, carapace, vue par la valve gauche; B, vue de dessous C, vue de dessus; *s*, valve gauche; *s'*, valve droite; *a*, tubercule oculaire *m*, impression musculaire. — D, *Beyrichia tuberculata* Klöden (Bohémien — E, *Bolbozoe* Barr. (Bohémien).

plus profond; dans les genres voisins il peut être accompagné de plusieurs autres. *Beyrichia* M'Coy est remarquable par le développement énorme de l'œil porté sur un gros tubercule saillant (fig. 152, D).

Les *Cypridinés*, caractérisées par une échancrure frontale limitée par une saillie anguleuse, apparaissent dès le Carbonifère. Il en est de même des *Cypridés* et des *Cytheridés*, qui atteignent leur maximum à l'époque actuelle.

3e Ordre. — CIRRIPÈDES.

L'ordre des *Copépodes* est inconnu à l'état fossile.

Malgré l'autorité de Rupert Jones et de Nicholson, nous continuons à placer les Cirripèdes parmi les Entomotracés. Ce qu'on sait de leur développement met, en effet en évidence leur parenté avec les Copépodes et les Ostracodes. A un stade correspondant à l'état adulte des *Cypris*, l'animal se fixe par la tête et se déforme profondément. Les Cirripèdes sont hermaphrodites, mais Darwin a démontré qu'il existait parfois des *mâles complémentaires* de petite taille qui se fixent sur le corps des individus normaux. Ces mâles se logent chez *Scalpellum* à l'intérieur de la pièce calcaire de l'enveloppe appelée *scutum* et y déterminent une empreinte que l'on a retrouvée chez divers *Scalpellum* fossiles.

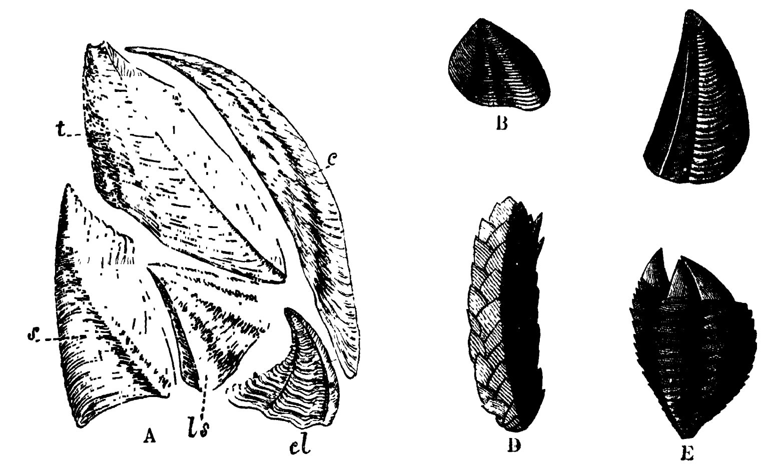


Fig. 157. — Lépadides. A, *Scalpellum fossula* Darw. (Sénonien, Norwich); *t*, tergum; *c*, carina; *s*, scutum; *ls*, latérale supérieure; *cl*, carino-latérale; cinq petites pièces latérales inférieures ne sont pas représentées sur cette figure de Darwin. — B, C, pièces isolées de *Plumulites compar* Barr Ordovicien. — D, *Plumulites* (*Turrilepas*) *Wrightii* Wood. Bohémien. — E, *Loricula pulchella* Sow. jun. Crétacé supér. Kent. (Darwin).

Les seuls Cirripèdes conservés à l'état fossile sont les *Thoraciques*, dont le corps est revêtu d'un manteau contenant des plaques calcaires. Ce sont ceux qui conservent le mieux les caractères des Crustacés : le thorax présente encore des traces de segmentation et porte 6 paires de pieds conformes. L'animal est fixé par la tête dans sa coquille. Chez les Pédonculés ou Lépadidés, la région frontale s'étire en un long pédoncule par où l'animal est fixé aux épaves. Le test présente toujours la symétrie bilatérale (fig. 157). Il existe d'abord 2 pièces impaires, l'une dorsale (*carina*), l'autre ventrale, plus réduite (*rostrum*). Chaque face présente de plus successivement d'avant en arrière une pièce aiguë quadrangulaire (*tergum*) et une autre aiguë aussi du côté ventral; puis viennent des pièces *latérales*, en nombre variable. On en trouve 4 chez *Scalpellum* Leach, davantage (12 a 100) chez *Pollicipes* Leach. Ces deux genres, qui existent encore actuellement, se trouvent déjà dans le Bohémien de Gotland (Aurivillius, 1892). Le genre *Lepas* L. (Pliocène, actuel) présente le nombre de plaques le plus réduit : il n'y a plus que la carina, 2 scuta et 2 terga.

Les *Pédonculés* sont représentés dès les terrains les plus anciens. *Plumu-*

lites Barr. (*Turrilepas* Wood.) de l'Ordovicien et du Bohémien est représenté ordinairement par son long pédoncule couvert d'écailles imbriquées (fig. 153, D); *Archœolepas*. Zitt où le capitulum se compose de 8 plaques, est du Jurassique supérieur.

Chez les Sessiles ou Balanidés la région frontale ne s'allonge pas en pédoncule, et l'animal est raccourci. Il n'est pas non plus comprimé et prend la forme conique bien connue des Balanes de nos côtes (fig. 158). Le test se compose d'une couronne de 4 à 8 pièces soudées, mais encore généralement distinctes, et d'un *opercule* formé de pièces paires pouvant s'écarter en deux valves à la volonté de l'animal. L'homologie de ce test avec celui des Lepadidés est facile à établir. La couronne se compose de la *carina* et des pièces supplémentaires (*lateralia*) de la base des *Scalpellum*, la pièce impaire, opposée à la carina prend le nom de *Rostrum*. L'opercule se compose de 2 *scuta* et de 2 *terga*.

Les premiers Balanidés connus appartiennent au Dévonien d'Amérique : *Protobalanus* présente 12 plaques, *Palœocreusia* qui habite le Test des *Favosites*, a ses plaques soudés en un tube unique. Dans le Lias se trouve le genre *Zoocapsa* Seeley. Le genre *Balanus* List. lui-même et les genres voisins, sont abondants dans le Miocène et le Pliocène (le prétendu *B. carbonarius* Petzhold du Carbonifère de Dresde, n'est pas un *Balanus* d'après Nicholson).

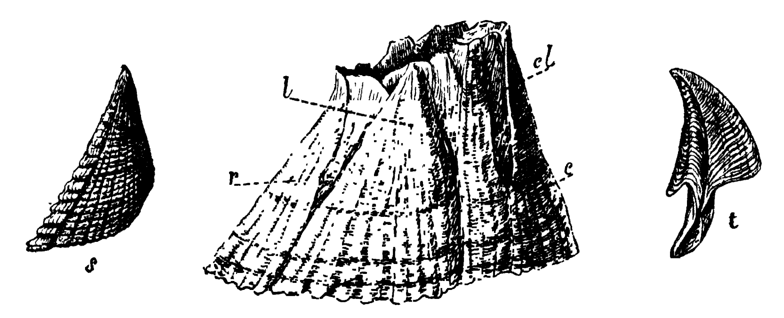


Fig. 158. — *Balanus concavus* Bronn, Coralline crag. — *r*, rostrum ; *l*, latérale ; *cl*, carino-latérale ; *c*, carina ; B, tergum ; C, scutum (Darwin).

Une petite famille aberrante celle des Verrucidés, comprend le genre unique *Verruca* Schum.. dont le test composé de 6 pièces seulement est asymétrique. Ce genre paraît avoir apparu dans le Crétacé. Il est surtout Pliocène et actuel.

On peut dire en résumé que les formes les plus anciennes sont celles qui étaient pourvues d'un grand nombre de pièces ; par réduction du nombre de pièces s'est formé le test des *Lepas* celui des *Balanidés*.

2e Classe. — MALACOSTRACÉS.

Crustacés supérieurs caractérisés par la constance du nombre des segments et la spécialisation des appendices.

Le céphalothorax se compose de 13 segments, l'abdomen de 6, et le nombre des appendices est égal au nombre des segments : il existe de plus un telson. Nous n'avons pas à examiner ici la question de savoir s'il existe un segment oculaire distinct, et

si les yeux sont morphologiquement équivalents aux autres appendices. La transition des Malacostracés aux Entomostracés se fait par les *Phyllocarides* et en particulier par le genre actuel *Nebalia*, dont la région céphalothoracique reproduit celle des Malacostracés, tandis que l'abdomen avec ses 8 segments rappelle plutôt celui des Phyllopodes. L'étude du développement des Malacostracés confirme pleinement ces vues (Claus).

1re Sous-classe. — LEPTOSTRACÉS.

Ordre. — PHYLLOCARIDES.

Bouclier céphalothoracique univalve, les deux moitiés étant cependant un peu mobiles. En avant existe une plaque rostrale. Segments thoraciques libres. 8 paires d'appendices thoraciques foliacés, semblables à ceux des Phyllopodes. Abdomen formé de 4 segments, à pattes biramées.

Ce groupe important a été créé par Packard pour un grand nombre de formes fossiles, ainsi que pour le genre vivant *Nebalia.* On sait que cette dernière forme constituait à elle seule le groupe des *Leptostracés*, considéré comme intermédiaire entre les Entomostracés et les Malacostracés. Or les fossiles Paléozoïques qui constituent les familles qui vont suivre, ont aussi des caractères intermédiaires entre les Phyllopodes et les Malacostracés; c'est avec les Nébalies qu'ils ont le plus d'analogie. Avec les Phyllopodes, ils ont en commun la forme du bouclier thoracique, et la faible spécialisation des appendices ; mais le nombre des segments du corps se réduit et conduit à celui qui devient caractéristique de la sous-classe supérieure des Malacostracés.

Les Phyllocarides se subdivisent en plusieurs séries indépendantes.

1re FAMILLE. — HYMENOCARIDÉS.

Hymenocaris Salter est l'un des types les plus anciens du règne animal ; il appartient à la faune Ire (*Lingula flags*). — Carapace univalve ; 9 segments libres, 6 paires d'épines au telson.

Echinocaris Whitf. — Dévonien d'Amérique (fig. 155). Carapace plissée ornée de tubercules, 7 segments abdominaux libres, 3 épines au telson.

Ceratiocaris M'Coy. Carapace plissée; 14 anneaux au moins, dont 5 à 6 sont libres ; 2 épines au telson. Les mâchoires sont connues. Ce genre atteint parfois une grande dimension (60 centimètres) (fig. 159, B).

Protocaris Baily, l'un des types les plus anciens (Cambrien d'Amérique), a 13 anneaux abdominaux, le telson a 2 pointes. Il est intéressant d'assister à la réduction des anneaux dans les types de plus en plus récents.

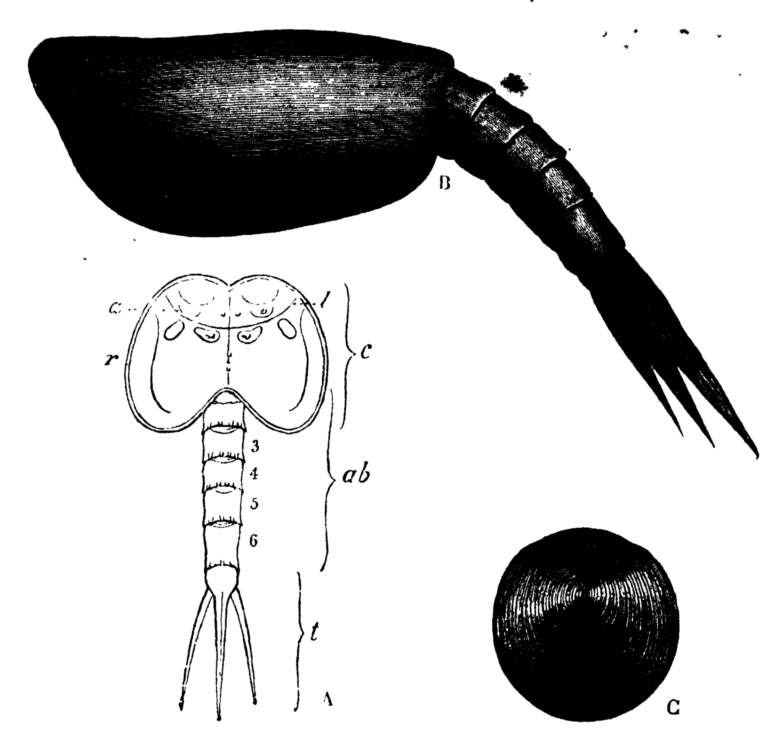


Fig 159. — Phyllocarides. — A, *Echinocaris punctata* Hall, Dévonien inférieur (BEECKER). — B, *Ceratiocaris papilio* Salter, Bohémien (WOODWARD). — C, *Peltocaris* Harknessi ?) Salter, Bohémien d'Écosse ; *c*, céphalothorax ; *ab*, abdomen ; *t*, telson ; *a*, tubercule oculaire ; *r*, sillon.

Cryptozoe Pack. présente cet intérêt que c'est dans une espèce de ce genre (*C. problematicus*), que Packard a découvert en 1886 les pattes lamelleuses, dont la connaissance a permis de fixer les affinités du groupe.

2e FAMILLE. — PELTOCARIDÉS.

Un second groupe de Phyllocarides paléozoïques renferme des formes telles que *Peltocaris* Barr. (Silurien supérieur) (fig. 159, C), où existent deux valves semi-circulaires, laissant entre elles à leur partie frontale une échancrure profonde où se loge une troisième pièce. Le tout porte des stries circulaires bien mar-

quées. Chez *Pterocaris* Barr. (Silurien supérieur), les deux valves ne sont unies que sur une courte étendue; cette espace se raccourcit encore chez *Cryptocaris* Barr. (Silurien).

2e Sous-classe. — ÉDRIOPHTHALMES.

Formes inférieures des Malacostracés caractérisées par la séparation des 7 anneaux du céphalothorax et la présence d'yeux sessiles : la tête est encore distincte du thorax.

1er Ordre. — AMPHIPODES.

Les **AMPHIPODES**, sont peu importants à l'état fossile. Les formes paléozoïques sont encore douteuses : tel est *Necrogammarus* Woodw. du Silurien supérieur. Le plus ancien Amphipode indiscutable est *Prosoponiscus problematicus* Schl. sp. du Permien anglais qui semble allié au genre actuel *Phædra* (Spence Bate).

2e Ordre. — ISOPODES.

Les **ISOPODES** fossiles, n'ont pas non plus une grande importance. Les plus anciens sont *Præarcturus* Woodw. du Dévonien, et des genres douteux. Dans le carbonifère se trouve *Arthropleura* Jordan qui peut atteindre une taille considérable. Un fragment décrit par M. Douvillé appartient à un individu dont la partie thoracique devra mesurer au moins 50 centimètres. Les *Oniscidés* apparaissent dans le Purberckien avec *Archæoniscus* M. Edw. un des genres les plus communs est *Eosphæroma* Woodw. très abondants dans les marnes de l'Eocène supérieur, et qui est très analogue au genre *Sphæroma* Latr. aujourd'hui vivant dans les eaux saumâtres.

3e Sous-classe. — PODOPHTHALMES.

Malacostracés pourvus d'yeux généralement pédonculés et d'un bouclier céphalo-thoracique formant une forte carapace.

Ce groupe est comme les précédents, très ancien On en cite déjà dans le Dévonien d'Amérique (*Palæopalemon Newberryi* Whitf.) : les formes inférieures, les plus voisines des Edriophthalmes, ont apparu les premières. La famille importante des Syncarides, tout récemment étudiée par Packard (1887), apparaît comme un groupe synthétique qui a donné naissance aux 3 ordres de Thoracostracés.

Acanthotelson, M, et W. du Carbonifère, a 7 anneaux céphalo-thoraciques et 7 anneaux abdominaux avec un telson aigu, accompagné de deux stylets : il n'y a pas encore de bouclier. Cette forme, pour Packard, se rattache aux Amphipodes, mais cependant par l'ensemble de ses caractères apparaît comme le type le plus inférieur des Thoracostracés.

Gampsonyx Jord. (fig. 160, A) et *Palæocaris* M. et W. (Carbonifère de l'Illinois) sont les **SCHIZOPODES** les plus primitifs et relient le reste de ce groupe aux *Syncarides* : ils passent directement aux *Mysidés* (Meek et Worthen).

Les *Cumacés* sont inconnus à l'état fossile.

Les **STOMATOPODES** sont représentés dans le Carbonifère par des genres douteux (*Necroscilla* Wood. *Diplostylus* Salt.) et dans le Jurassique supérieur par des formes très voisines des formes actuelles (*Sculda* Munst des *Schistes* de Solenhofen (fig. 161). Oppenheim (1) a décrit sous le nom de *Clausia litho-*

(1) Oppenheim, *Neue Crustaceen larven aus dem Lithographischen Schiffer Bayerns. Zeitsch D. Geol. Ges.* T. 40.

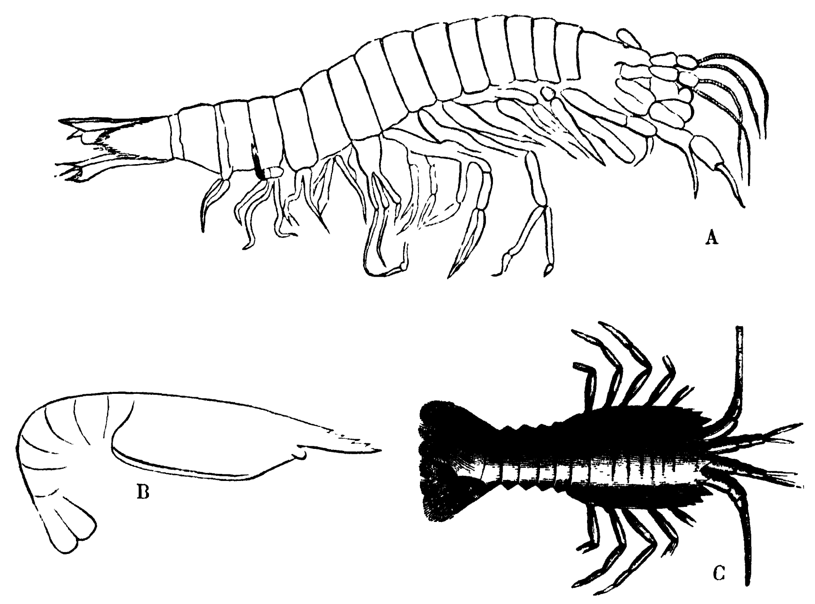


Fig. 160. — Crustacés du Permo-carbonifère. — A, *Gampsonyx fimbriatus* Jordan (Schizopode) Permien de Bohême (FRITSCH). — B, C, *Anthrapalæmon gracilis* M. et W. (Décapode) Houiller de l'Illinois (MEEK et WORTHEN).

graphica une larve intéressante provenant des mêmes couches. Par l'ensemble de ses caractères, cette forme rappelle les larves de Stomatopodes; il y a des pattes sur les anneaux abdominaux, et les anneaux thoraciques sont libres; cependant, certains caractères, comme l'absence de telson, rappellent aussi les Entomostracés. D'après l'auteur, la forme *Clausia* est un stade larvaire qui serait sauté chez les Stomatopodes dont le développement est connu jusqu'à ce jour.

Comme les précédents, l'ordre des **DÉCAPODES** est très ancien. On doit s'attendre à voir les MACROURES apparaître avant les Brachiures : c'est ce qui a lieu en effet. On trouve un Décapode macroure dans le Devonien supérieur de l'Ohio ; c'est *Palæopalæmon* Whitf. caractérisé par des antennes très développées.

Anthrapalæmon Salt. du carbonifère (fig. 160, B, C) est aussi un Décapode bien caractérisé, ayant des rapports principalement avec les *Galathæidés* et les *Porcelanidés*. Des restes nombreux de Décapodes macroures ont été trouvés aussi dans le Carbonifère d'Europe et d'Amérique.

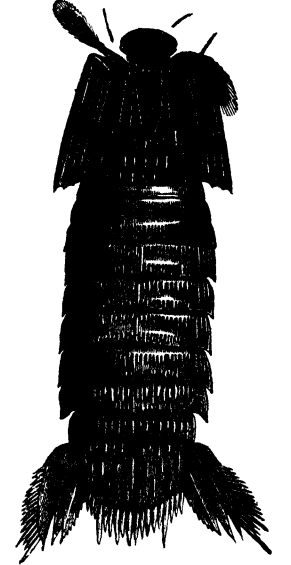


Fig. 161. — *Sculda pennata* Münst. (KUNTH). Solenhofen.

Dans les couches de Solenhofen existent les *Carididés* (Crevettes), repré-

sentés par *Pœnæus*. On y trouve aussi des formes larvaires, telles que les *Phyllosomes*, larves des Palinures. Le genre le plus intéressant de la période jurassique est *Eryon* Desm., particulièrement abondant à Solenhofen (fig. 158, *b*). Le bouclier céphalo-thoracique est large, pourvu d'épines latérales;

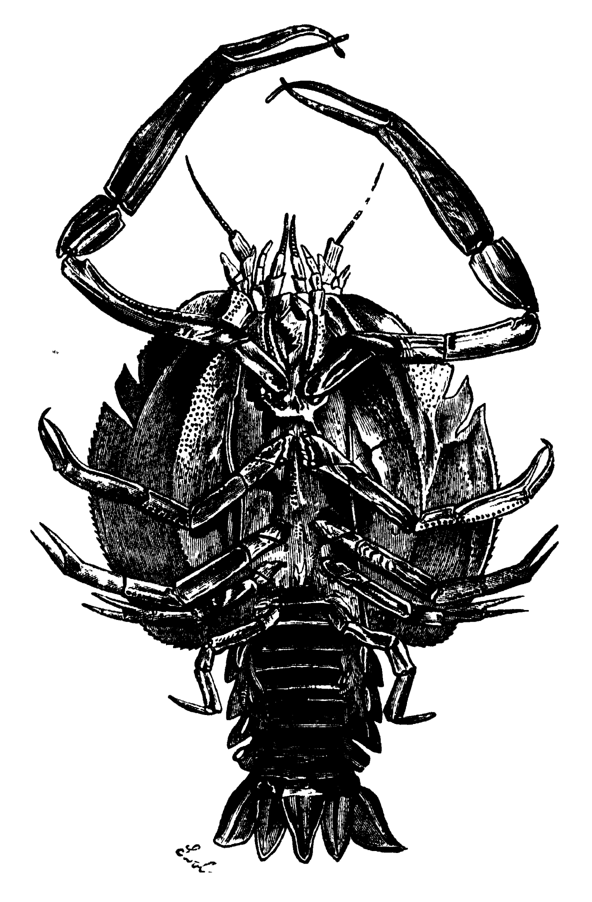


Fig. 162. — *Eryon propinquus* Schl. Solenhofen (Oppel).

les antennes sont petites et les yeux visibles. Le genre *Willemoessia* Grote qu'on a découvert dans les grandes profondeurs, représente très exactement le genre éteint *Eryon*, mais il est devenu complètement aveugle.

Les formes à longs appendices des mers profondes ont aussi leur analogue à Solenhofen : *Mecochirus* (fig. 163, A) a sa première paire de pattes développée d'une manière demesurée et

terminée par des palettes. Les *Eryma*, d'autre part, y représentent les types normaux voisins des Homards (fig. 163, B). Dans le Crétacé, apparaissent les genres *Palinurus*, *Scyllarus*, *Callianassa*.

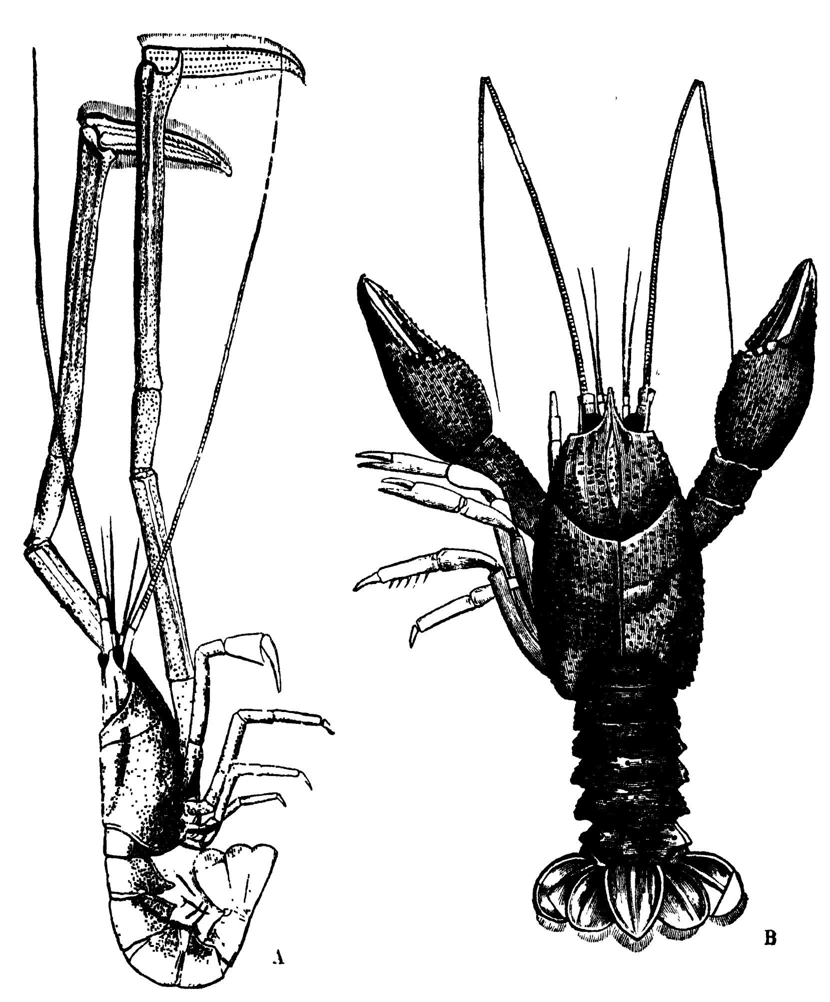


Fig. 163. — Décapodes macroures de Solenhofen. — A, *Mecochirus longimanus* Schl. 1/2. — B, *Eryma leptodachylina* Germ. (grossi) (OPPEL).

C'est à l'époque Eocène que les Macroures semblent remonter dans les eaux douces. Les *Astacus* Fabr. se rencontrent dans la formation de rivière, en particulier à Sézanne. Les *Homarus* M. E. datent de l'oligocène.

Les ANOMOURES sont intéressants au point de vue zoologique parce qu'ils nous font assister à la régression graduelle de l'abdomen. Des *Galathea* douteux ont été signalés dans le Trias et le Maestrichtien. *Pagurus* date de l'Éocène.

Les BRACHYURES ont le corps ramassé, et formé presque exclusivement par le céphalothorax et ses appendices ; l'abdomen est rudimentaire et replié en avant sous la carapace. Les formes anciennes décrites comme Crabes (*Gitrocangon granulatus* Richt. (Devonien), *Hemitrochiscus paradoxus* Schaureth (Permien), *Brachypyge carbonis* W. (carbonifère) et *Palœinachus* W. (du Bajocien), sont douteuses. Les plus anciens Crabes indiscutables sont Crétacés (Albien, Cénomanien). Ils se rapprochent beaucoup des formes actuelles les plus variées. De cette époque datent *Dromiopsis* Reuss, intermédiaire entre les Anomoures et les Brachyures. *Cancer* Leach apparaît dans le Crétacé. Dans l'Éocène les restes de Brachyures sont très abondants et renferment à peu près toutes les familles vivant actuellement. Les crabes d'eau douce (*Telphusa* Latr.) et terrestres (*Gecarcinus* Latr.) se rencontrent à Œnigen (Miocène).

Par tout ce qui précède, on peut voir que la Paléontologie confirme nettement les données relatives à l'évolution qui nous sont fournies par l'Anatomie comparée et surtout par l'Embryogénie ; et d'autre part, pour toutes les questions qu'elle ne permet pas de résoudre, elle ne présente pas de résultats qui soient en contradiction avec ces données.

3e Classe. — PALÆOSTRACÉS.

Crustacés en général de grande taille, corps divisé en trois régions : Céphalothorax, abdomen, post-abdomen. Les appendices sont, ou bien tous semblables (Trilobites) ou bien différents dans la région céphalique (Mérostomes). Dans ce cas les appendices céphalo-thoraciques sont adaptés à la mastication par leur partie basilaire, les autres sont des pattes lamelleuses branchiales. Une seule paire d'appendices préoraux.

Cette classe importante, qui n'a plus qu'un seul représentant vivant, a joué un très grand rôle en Paléontologie : les Trilobites sont parmi les fossiles les plus abondants des terrains primaires. Elle offre au point de vue zoologique cet intérêt, de présenter des caractères de transition entre les Crustacés et les Arachnides ; les termes extrêmes de la série semblent appartenir respectivement à chacun de ces deux groupes : la distance qui les sépare est donc assez grande.

La *diagnose générale* que l'on peut donner du groupe entier est forcément assez vague; mais les caractères embryogéniques permettent, comme nous le verrons, de préciser les relations de parenté qui existent entre les ordres.

La difficulté de délimiter la classe des Palæostracés par rapport aux groupes des Crustacés et des Arachnides, a conduit divers naturalistes, entre autre Packard, à en former un embranchement absolument distinct, sous le nom de *Podostomata*. Voici quels sont les caractères qui distinguent ce groupe de celui des Crustacés : absence d'antennes fonctionnelles et d'appendices buccaux, absence de bâtonnets et de cônes aux yeux, qui sont d'ailleurs composés. Le cerveau innerve seulement les yeux, la corde nerveuse ganglionnaire est entourée d'un sinus artériel (ces dernières particularités sont constatées chez *Limulus*, le seul représentant vivant du groupe). Les différences avec les Arachnides consistent en l'absence de chélicères et de pédipalpes fonctionnels; les appendices céphaliques sont dépourvus de griffes; la respiration est branchiale (1).

1er Ordre. — TRILOBITES.

Crustacés paléozoïques dont le corps se divise en 3 régions : un bouclier céphalique ou céphalothorax non segmenté, un abdomen à segments libres et un postabdomen ou pygidium à segments soudés mais distincts. Le corps se divise aussi longitudinalement en 3 lobes. 4 appendices céphaliques ; appendices ambulatoires et respiratoires identiques sur l'abdomen et le pygidium; bouche protégée par un hypostome.

§ 1. — Organisation.

Les Trilobites forment un ordre très homogène, quoique le nombre des espèces soit très grand. Ils sont limités exclusivement à la période Paléozoïque, où ils étaient les plus abondants parmi les Arthropodes.

Céphalothorax (2). — La région antérieure du corps est généralement arrondie en avant, et se prolonge souvent en arrière, de chaque côté par une longue pointe (*pointe génale*, fig. 168, A). La portion médiane est soulevée en un renflement qu'on appelle *glabelle* (fig. 164, *gl*), et qui vraisemblablement devait loger l'estomac. Elle présente parfois des sillons latéraux (*sl*). Les parties du céphalothorax situées de part et d'autre de la glabelle sont les *joues* (*jf*, *jm*). Une rainure parallèle au

(1) Peach (*Proc. R. Phys. Soc.*, 1887-88) a émis récemment l'opinion que les Euryptérides pouvaient avoir la respiration aérienne. Ses arguments ne semblent pas concluants.

(2) La plupart des auteurs dénomment les trois régions du corps des Trilobites *Tête*, *thorax*, *abdomen*. Les comparaisons morphologiques avec les Crustacés, les Arachnides par l'intermédiaire des Euryptéridés s'opposent à cette interprétation. Il n'est pas discutable que la région antérieure des Trilobites ne soit homologue au céphalothorax des Scorpions et de même pour les deux autres régions.

bord libre délimite une bande extérieure lisse appelée *limbe* (*l*), qui se recourbe en avant et sur les côtés de manière à passer sur la face inférieure de la tête (*doublure*, fig. 166, A, *d*). Un autre sillon, parallèle au bord postérieur, c'est-à-dire à la suture du céphalothorax avec l'abdomen, limite une bande étroite (*anneau occipital*, fig. 164, *ao*) qu'il ne faut pas confondre avec un des segments thoraciques. Les *yeux* (*x*) sont saillants, volumineux, généralement réniformes ; ils sont placés de part et d'autre de la glabelle. Il existe constamment sur le bouclier céphalique une *ligne de suture faciale* (*sf*), que nous retrouverons chez *Neolimulus*, dans le groupe des Mérostomes et qui présente une grande importance pour la classification. Elle partage chacune des joues en deux parties (*joue fixe*, *jf*, et *joue mobile*, *jm*). Cette ligne est formée de deux branches symétriques, qui partent soit du bord postérieur, soit du bord externe du bouclier, passent au côté interne des saillies oculaires et vont en général se rejoindre par une branche transversale, parallèle au bord frontal, soit sur la face dorsale, soit sur la face ventrale. Dans ce cas, la ligne de suture est continue ; mais parfois aussi ses deux branches ne se rejoignent pas en avant.

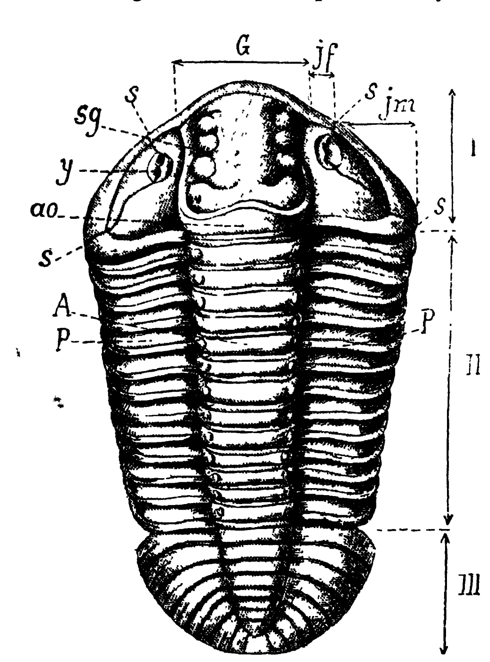


Fig. 164. — Parties constitutives d'un Trilobite (*Calymene Blumenbachi* Brgt. (Bohémien). — *gl*, glabelle ; *l*, limbe ; *ao*, anneau occipital ; *y*, yeux ; *sl*, sillons latéraux de la glabelle ; *jf*, joues fixes ; *jm*, joues mobiles ; *sf*, suture faciale ; *a*, axe ; *p*, plèvres ; *s'*, sillon divisant les anneaux thoraciques.

Abdomen. — Le nombre des segments *de l'abdomen* est très variable : il peut n'être pas parfois constant dans une même espèce, ou bien être au contraire caractéristique de toute une famille (Barrande). Il descend jusqu'à 2 chez *Agnostus* et s'élève jusqu'à 29 chez certains *Harpes*. Les segments sont toujours dis-

tincts, articulés et mobiles les uns sur les autres, si bien que parfois l'animal peut s'enrouler complètement à la façon des *Glomeris* (*Ilænus*, *Calymene*, fig. 165). Chez d'autres formes (*Paradoxides*, *Olenus*, etc.), l'animal peut se recourber, mais non s'enrouler complètement. Presque toujours la division en 3 parties longitudinales est nettement indiquée : la région centrale élevée s'appelle l'*axe* (*axis*, fig. 164, *a*), et les régions latérales sont les *plèvres* (*pleuræ*); fréquemment les segments se terminent latéralement par des pointes. Ordinairement sur les plèvres de chaque segment se trouve un sillon oblique, dirigé d'avant en arrière et de dedans en dehors ; ce sillon est parfois remplacé par une crête (*Agnostidés*, *Bronteidés*, *Encrinuridés*). Enfin quelques formes ont les plèvres planes (*Ilænus*). Ces caractères ont pour Barrande la plus grande importance au point de vue de la classification.

Pygidium. — La région postérieure du corps, le post-abdomen ou *pygidium*, est formée aussi d'un nombre très variable de segments. Il y en a 2 chez *Sao hirsuta*, 28 chez certains *Amphion*, mais ici les segments sont toujours soudés en une masse non articulée. Ils sont parfois nettement distincts, séparés par des sillons profonds et même terminés latéralement par des pointes ; on remarque alors que leurs plèvres se recourbent toujours en arrière. Dans ces divers cas, le nombre des segments qui constituent le pygidium est nettement indiqué. D'autres fois, la fusion est beaucoup plus complète, et toute trace de segmentation a disparu : le pygidium est alors lisse, abstraction faite de la portion axiale qui reste souvent saillante (*Asaphus*, *Ilænus*, fig. 175). Toutes les transitions existent entre ces cas extrêmes (*Bronteus*, etc.). En général, l'axe du pygidium est très raccourci et les plèvres rayonnent autour de lui.

Yeux. — Les yeux des Trilobites sont généralement faciles à observer : ils sont portés sur des saillies coniques ou semi-lunaires, au sommet desquelles se voit encore le réseau formé par les facettes (fig. 165).

Un petit nombre de Trilobites en sont dépourvues (*Agnostus*, *Ampyx*, quelques *Conocephalus*, etc.). Ils sont encore réduits chez *Sao*, *Arionella*, *Ellipsocephalus*. D'ordinaire ils sont volumineux et sessiles. Dans quelques cas ils sont portés par de longues saillies coniques, qu'il ne faudrait pas comparer aux pédoncules des Podophthalmes, car elles sont complètement immobiles (*Acidaspis mira*, *Asaphus*, *Kowalewskyi*, etc.). Les yeux deviennent énormes et occupent chacun toute l'étendue d'une joue dans quelques espèces (*Æglina*, fig. 165). Ce fait a été rapproché de l'adaptation semblable que présentent certains Crustacés des grandes profon-

deurs de l'époque actuelle (*Cymonomus*). Dans ces divers cas, les yeux sont composés, à facettes, c'est-à-dire formés de nombreuses *ommatidies*, terminées chacune par un cristallin spécial ; le tout est recouvert par une cornée générale, qui dans quelques cas est traversée par les cristallins (*Phacops*). Le nombre des facettes varie de 14 (*Phacops*) à 15000 (*Remopleurides*). Chez les *Harpes* et les jeunes *Trinucleus*, il n'existe pas d'yeux composés,

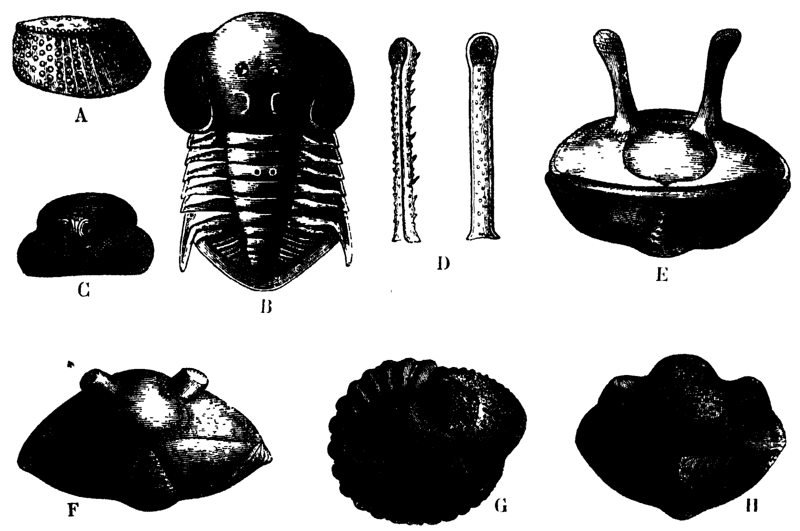


Fig. 15. — Yeux de Trilobites. — A, œil de *Phacops latifrons* Barr.; B, *Æglina prisca* Barr. Ordovicien ; C, tête du précédent, vue en avant les deux yeux se rejoignent sur la ligne médiane ; D, pédoncules oculaires de *Acidaspis* (Barrande) ; E, *Asaphus Kowalewskyi* Woodw. Ordovicien (Salter) ; F, *Asaphus* aveugle : ordovicien de Russie ; G, H, *Phacops latifrons* Br. Dévonien.

mais on trouve des *stemmates* ou yeux simples portés sur de petites éminences.

Face inférieure. — Il est rare que l'on puisse observer la face inférieure des Trilobites ; si l'on réussit à dégager le fossile de la roche où il est encroûté, on n'obtient généralement que la face interne de la paroi supérieure du corps et l'on observe en creux les particularités qu'on avait vues en relief. Néanmoins on avait décrit à plusieurs reprises des pattes articulées, ainsi qu'une pièce buccale, l'*hypostome*, avec un palpe adhérent (Woodward).

On était ainsi conduit à supposer que tout le tégument de la face ventrale était mou et membraneux. Billings a le premier décrit la face inférieure d'*Asaphus platycephalus*, avec 8 paires de pattes articulées, correspondant aux 8 segments thoraciques de la face supérieure. Néanmoins Dana et Verrill n'acceptaient pas l'interpretation de Billings et prenaient les saillies décrites par ce dernier comme représentaient des arcs transversaux chitinisés.

Les célèbres recherches de Walcott (1879-1884), qui ont porté sur plus de

2000 échantillons de *Calymene* et de *Cheirurus*, ont élucidé définitivement la question. Non seulement Walcott a réussi à trouver des Trilobites présentant leur face inférieure en bon état, mais de plus il a fait de nombreuses coupes dans des individus enroulés, et il a pu décrire ainsi les principaux organes (fig. 166).

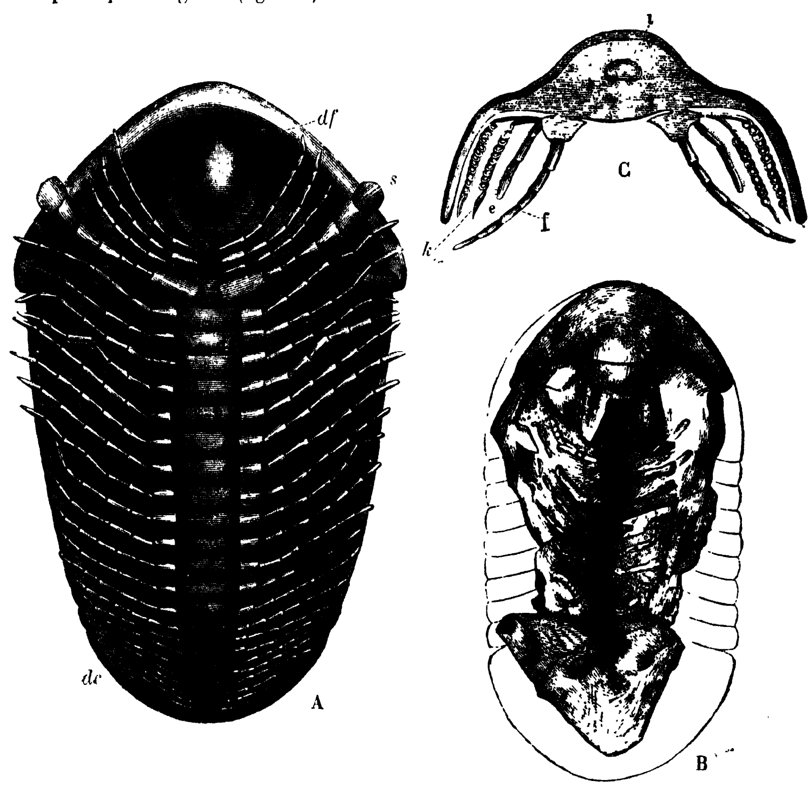


Fig. 166. — Organisation des Trilobites. — A, *Calymene Senaria* Conr. Ordovicien d'Amérique Face ventrale restaurée (Walcott); B, face ventrale d'*Asaphus*, montrant la doublure, l'hypostome et les pattes (Billings). — C, Coupe restaurée d'un Trilobite; *i*, intestin; *e*, épipodite; *k*, branchies (Walcott).

Le tégument chitineux de la face dorsale se réfléchit en avant et en arrière en formant une *doublure frontale* (*df*), et une *doublure caudale* (*dc*). Sur chacune de ces doublures s'appuie la membrane ventrale qui est très mince, mais contenue cependant de distance en distance par des arcs épaissis correspondant aux segments. En arrière de l'hypostome existent 4 paires de pattes-mâchoires dont la dernière (*s*) est la plus développée, et se termine par des articles élargis, puis viennent les pattes qui se rencontrent sur toute la région thoracique et abdominale, et

sont les appendices locomoteurs. Ces derniers possèdent un article basilaire sur lequel s'insèrent deux tiges inégales (fig. 166, C) : l'*endopodite* (*f*) formé de 5 articles et servant d'organe locomoteur, et l'*exopodite* (*e*) réduit à 3 articles. A l'extérieur de chaque patte se trouvent les branchies, formées chacune de 2 tubes spiraux (*k*), issus d'un article basilaire, et protégés par les plèvres. Les appendices sont identiques sur toute la région thoracique et abdominale.

Le *tube digestif* (fig. 166, C, *i*) qui, comme on le sait, est chitinisé chez les Arthropodes, est aussi parfois nettement reconaissable. La bouche est tout à fait ventrale et située en arrière de l'hypostome, entre les articles basilaires des pattes-mâchoires. L'œsophage se porte en avant sous la glabelle, puis se replie en arrière et aboutit à l'extrémité du pygidium.

Développement. — Le *développement* des Trilobites a été étudié par Barrande, Walcott et Matthew (1). L'œuf est un globule brillant de 3/5 à 2/3 de millimètre. Le développement se fait sans métamorphoses proprement dites ; mais divers cas d'accélération se rencontrent ; le développement peut être lent et régulier, c'est-à-dire que les segments se forment les uns après les autres, ou bien plusieurs segments peuvent apparaître à la fois. C'est ce qui se produit notamment pour la tête, qui apparaît d'une seule pièce et non par des segments distincts. Cependant elle peut n'être pas complètement formée dans les premiers stades.

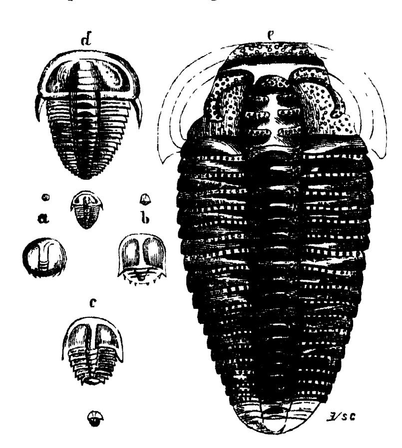


Fig. 167. — Développement de *Sao hirsuta* Barr. Cambrien de Bohême (Barrande).

Les Trilobites se répartissent en 4 groupes au point de vue du processus de leur développement :

1° Le premier groupe comprend des formes où la tête apparaît d'abord seule, telles que *Sao*, *Dalmanites* (Barrande), *Liostracus*, *Ptychoparia*, etc. (Matthew) (fig. 167); elle montre simplement la glabelle indiquée par une petite crête, et les joues. Puis des sillons à la partie postérieure annoncent l'apparition d'anneaux qui augmentent progressivement de nombre en même temps qu'apparaissent les sillons latéraux de la glabelle. Les derniers anneaux restent soudés et formeront le pygidium. Les précédents se séparent peu à peu ; il s'en forme de nouveaux

(1) Matthew, *Trans. Roy. Soc. Canada*, Sect. IV. 1887.

en avant du pygidium : ils constituent l'abdomen. Le limbe céphalique apparaît ensuite, ainsi que les ornements de la tête, avant que tous les segments soient constituées;

2° Le second groupe renferme les *Agnostus* et les *Trinucleus* dont le céphalothorax et le pygidium sont sensiblement semblables, et dont l'abdomen est réduit. Les formes embryonnaires les plus petites présentent seulement le céphalothorax et le pygidium globulaires, le premier se distinguant par le rudiment de la glabelle. Les segments abdominaux se forment ensuite entre les deux.

3° Dans le troisième groupe (*Ilænus*, *Acidaspis*, *Ampyx*, *Conocephalus*, *Ogygia*, etc., le céphalothorax se forme de bonne heure, il est suivi d'une masse indistincte où se délimiteront les anneaux de l'abdomen et du pygidium. Les nouveaux anneaux et l'abdomen abdominaux apparaîtront toujours en avant du pygidium.

4° Chez *Paradoxides*, quelques *Dalmanites*, *Phacops*, etc., le céphalothorax se montrent rapidement différenciés, tandis que le pygidium reste longtemps imparfait.

De tout ce qui précède on peut conclure que les 3 régions des Trilobites se comportent d'une manière tout à fait indépendante l'une de l'autre: sous ce rapport elles sont un peu comparables aux régions du corps des Insectes : chacune évolue d'une manière spéciale dans les divers groupes. Enfin, en comparant les groupes formés par Barrande d'après le procédé de développement à ceux qu'on obtient en tenant compte des caractères de l'adulte, on voit que les procédés sont absolument indépendants des relations morphologiques : il n'y a exception que pour le 2e groupe qui est naturel.

Mode de vie. Traces. — Les renseignements que l'on peut avoir sur le mode d'existence des Trilobites prouvent que ces animaux pouvaient se trouver dans les conditions les plus variées. Ils abondent dans les schistes, les grès et les calcaires, et se trouvent en compagnie de fossiles littoraux, de pleine mer, ou même de récifs : ils sont toujours exclusivement marins. Walcott pense qu'ils devaient nager le dos en bas comme les *Apus*, car c'est dans cette position qu'on les trouve généralement fossilisés. Néanmoins la structure de leurs pattes permet de supposer qu'ils étaient aussi bons marcheurs. Dans les Schistes riches en Trilobites on trouve effectivement des traces (*Protichnites*) que l'on peut avec vraisemblance rapporter aux Trilobites. Les plus intéressantes ont été décrites par Owen dans le Cambrien du Canada : elles consistent en un sillon médian interrompu de place en place que l'on suppose due à l'épine du pygidium, et de chaque côté de petites impressions circulaires provenant des pattes. Il n'est guère douteux que ces empreintes ne proviennent de Crustacés : Dawson a montré qu'elles sont très analogues à celles que produisent les Limules; mais il en conclut qu'elles peuvent être rapportées aux Euryptérides; celles du Carbonifère seraient dues au genre *Belinurus*.

§ 2. — **Classification.**

Les variations des Trilobites, sont très nombreuses mais portent sur des caractères secondaires ; elles se font toujours d'une manière graduelle; de

plus les variations portant sur un organe ne concordent pas du tout avec celles que manifeste un organe différent quand on passe d'une famille à une autre. Enfin les Trilobites se sont maintenus sans modifier sensiblement leur type dans les temps paléozoïques. Pour toutes ces raisons, on n'a pas encore réussi à établir un groupement satisfaisant représentant la succession phylogénétique.

Le genre de difficulté que présente la classification des Trilobites est le même que nous rencontrerons chez d'autres groupes très homogènes, comme les Lamellibranches et les Oiseaux : il oblige à présenter des classifications artificielles et probablement provisoires.

A. Brongniart créa le premier en 1822, 5 genres de Trilobites où il fit entrer toutes les espèces connues. Les auteurs qui se sont depuis occupés de la question, tout en créant des genres nouveaux, cherchaient à grouper ces genres méthodiquement en faisant appel aux caractères suivants, qui sont encore ceux qui servent à la définition des familles :

1° Structure, présence ou absence des yeux;

2° Enroulement, nombre des anneaux, annulation plus ou moins nette du pygidium;

3° Forme de la ligne de grande suture;

4° Présence de côtes ou de sillons sur les plèvres. Ce caractère était prépondérant aux yeux de Barrande, et servait à répartir les Trilobites en deux grandes séries. Il a l'avantage d'être toujours facilement observable, mais d'autre part il amène à réunir ensemble 3 familles qui n'ont entre elles aucune analogie, mais qui se rapprochent au contraire des familles de l'autre groupe.

La classification de Barrande a le mérite de grouper les genres en familles très naturelles qui sont acceptées par la plupart des auteurs. Pour les grandes divisions nous admettrons le criterium indiqué par Salter, fondé sur la forme de la suture faciale.

A. *Ligne de suture nette, formant une ligne brisée; yeux bien développés, parfois avortés.*

Dans cette première série, qui comprend la presque totalité des Trilobites, nous réunissons les ***Phacopini*** et les ***Asaphini*** de Salter, qui ne nous paraissent pas pouvoir constituer des groupes distincts.

1re FAMILLE. — OLÉNIDÉS.

Cette famille renferme les Trilobites les plus normaux, et représente en quelque sorte le type moyen du groupe. Les formes qui la composent sont les plus anciennement apparues.

Les 3 parties du corps sont nettement trilobées; le pygidium est peu développé. Les yeux, réniformes, sont bien développés. Il y a de 11 à 20 anneaux abdominaux. La ligne de suture part du bord postérieur et est divergente en avant.

Paradoxides Brongn. (fig. 168, A), 18 à 20 anneaux; glabelle elliptique, lisse; pointes génales très développées. Il en est souvent de même des pointes pleurales, et de celles du pygidium. Ce genre est caractéristique du Cambrien (2e zone fossilifère, couche C, de Bohême) et est très répandu en Europe et en Amérique. Le sous-genre *Olenellus* Bill, qui n'a que 13 à 14 anneaux

abdominaux, caractérise la 1[re] zone fossilifère du Cambrien (Amérique du Nord).

Hydrocephalus Barr. (Cambrien de Bohême) dérive du précédent par l'extension démesurée que prend la glabelle, qui devient plus longue que le reste du corps.

Olenus Dalm. (fig. 168, B), est un genre très important comme

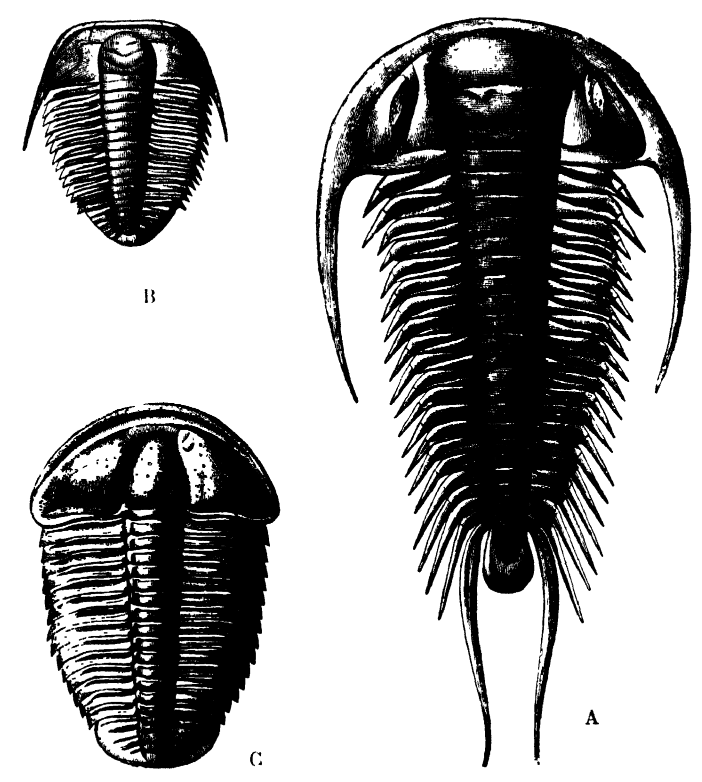


Fig. 168. — Oléaidés et Conocéphalidés. — A, *Paradoxides Bohemicus* Barr. Cambrien, Bohême (Barrande); B, *Olenus truncatus* Brunn. Cambrien, Scanie (Angelin); C, *Conocephalus Sulzeri* Barr. Cambrien, Bohême (Barrande).

caractéristique de la troisième zone fossilifère (*Olenidien*) du Cambrien en Europe, sauf en Bohême, et en Amérique. Il a 12 à 15 segments. Il diffère de plus de *Paradoxides* par la glabelle un peu comprimée en avant et réunie aux yeux de chaque côté par une petite crête transversale. Le pygidium est un peu plus développé.

Remopleurides Portlock est le seul genre de cette famille qui ait la faculté de s'enrouler. De plus les deux branches de sa ligne

de suture se réunissent en avant de la glabelle. Pour ces motifs Barrande avait formé pour lui une famille spéciale.

2e FAMILLE. — CONOCÉPHALIDÉS.

Cette famille a les plus grandes affinités avec la précédente, et les genres qui la composent ont le même aspect que les *Olenus*. Mais le nombre des anneaux est généralement moins grand (9-17). La glabelle se rétrécit en avant, le pygidium est mieux développé. Les deux branches de la ligne de suture divergent en avant.

Conocephalus Zenk. (fig. 168, C), a une glabelle rétrécie en avant; il se distingue facilement d'*Olenus* par l'absence de pointes génales. Il y a 14-15 segments abdominaux. Nombreuses espèces dans le Cambrien et le Silurien inférieur.

Ellipsocephalus Zenk. diffère du précédent par la forme nettement elliptique de sa glabelle, qui est dépourvue de sillons. — Les pleuræ sont aussi plus arrondies. — 12-14 segments abdominaux (Cambrien).

Angelina Salt. possède des pointes génales bien développés. La glabelle lisse et la forme divergente de la grande suture peuvent seules la différencier d'*Olenus* (12-15 segments) (Cambrien).

Sao Barr. (fig. 167), dont le développement a été décrit complètement par Barrande, se rapproche tout à fait des Paradoxides et peut servir d'intermédiaire. Il y a 17 segments abdominaux, des pointes génales bien développées, un pygidium réduit à 2 segments. Mais la glabelle a de profonds sillons latéraux.

3e FAMILLE. — CALYMÉNIDÉS.

Les deux branches de la ligne de suture, issues des angles postérieure, convergent fortement en avant et sont réunies par une courte branche frontale. Il y a 13 segments abdominaux ; le pygidium est bien développé (6-11 segments chez *Calymene*, 10-14 chez *Homalonotus*).

Calymene Brongn. (fig. 169, A) ressemble par sa forme générale à *Conocephalus*, dont il se distingue par la forme de la suture et par des sillons latéraux bien marqués à la glabelle. Les formes de ce genre s'enroulent avec une grande facilité.

Chez *Homalonotus* Kön., la glabelle est peu saillante et ses lobes s'effacent, ainsi que les sillons longitudinaux de l'abdomen : la trilobation a donc une tendance à s'atténuer. Le pygidium est long et nettement trilobé (Silurien, Dévonien inférieur).

4e FAMILLE. — PROÉTIDÉS.

Cette famille offre une grande analogie avec celle des *Olénidés*

et la grande suture, divergente et interrompue en avant, a la même disposition. Les pointes génales peuvent exister ou non Le pygidium est bien plus développé que chez les *Paradoxides*, et il est arrondi. Les plèvres de l'abdomen et du pygidium sont arrondies, dépourvues de pointes. 8 à 22 anneaux. Les yeux sont lisses.

Proctus Steininger a une glabelle tantôt lisse, tantôt pour-

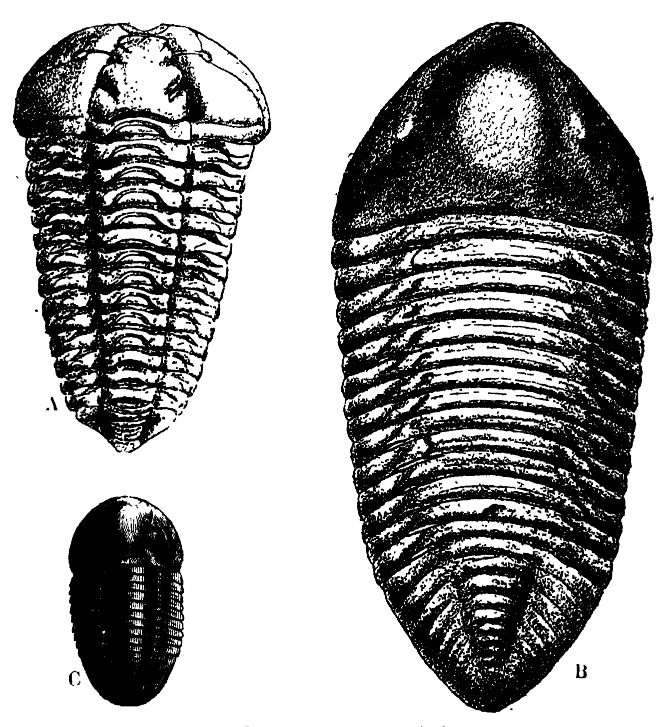


Fig. 169. — Calyménidés et Proétidés. — A, *Calymene Aragoi* Barr. Ordovicien (Barrande); B, *Homalonotus delphinocephalus* Green Bohémien, New-York (Hall); C, *Phillipsia*.

vue de sillons latéraux. 8-10 anneaux abdominaux (nombreuses espèces dans le Silurien et le Dévonien. Il persiste jusque dans le Carbonifère).

Arethusina Barr. diffère du précédent par sa glabelle raccourcie; le nombre des anneaux abdominaux atteint 22 (Silurien, Dévonien).

Harpides Beyr. fait manifestement la transition aux Paradoxides (22 segments).

Enfin *Phillipsia* Portl. a 9 segments abdominaux et un pygi-

dium très développé. Le corps est fréquemment couvert de nombreuses granulations. Ce genre est celui qui persiste le plus longtemps : il arrive jusque dans le Permien de l'Amérique, et a son maximum dans le Carbonifère (fig. 169, C).

5° FAMILLE. — PHACOPIDÉS.

Corps nettement trilobé, pouvant s'enrouler. Glabelle limitée par des sillons profonds, élargie en avant et dépassant souvent le bord frontal; 11 segments; yeux à grandes facettes saillantes.

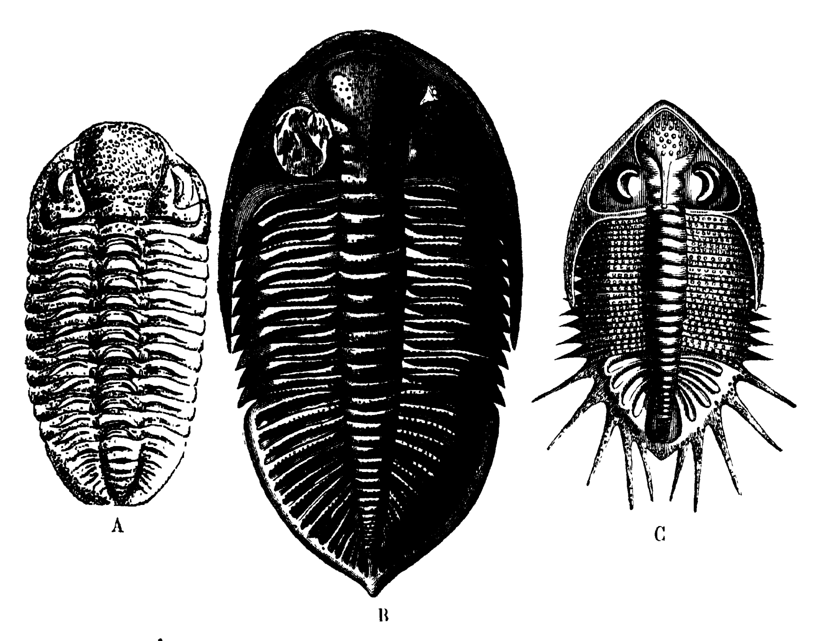


Fig. 170. — Phacopidés; A, *Phacops fecundus* Barr. Bohémien; B, *Dalmanita Haussmanni* Brong. Bohémien (Barrande); C. *Cryphæus* (*Dalmania*) *punctatus* Green Dévonien.

Ligne de suture fortement brisée, commençant au bord latéral, repliée en avant à l'angle postérieur des yeux et se recourbant en demi-cercle en avant de la glabelle.

Le genre *Phacops* Emmr. (fig. 170, A), caractérisé par son pygidium bien développé et arrondi, ses yeux énormes et l'absence de pointes génales et pleurales, est très répandu dans le Silurien supérieur et le Dévonien : il est divisé en nombreux sous-genres d'après la forme de la glabelle, qui peut être lisse, pourvue de sillons latéraux (*Acaste* Goldf., *Pterygometopus* Fr. Schm.), ou tout d'une pièce et granuleuse (*Phacops* sens str.).

Dalmanites Barr. (*Dalmania* Emmr.) a au contraire des pointes génales et pleurales bien développées (fig. 170, B), le pygidium se termine par une longue aiguille et la tête elle-même est pointue en avant. La glabelle a des sillons latéraux bien marqués (Nombreuses espèces, réparties dans plusieurs sous-genres dans le Silurien et le Dévonien, maximum au Silurien supérieur).

6e FAMILLE. — CHEIRURIDÉS.

Les *Cheiruridés* ressemblent aux Phacopidés par le développement énorme de la glabelle, qui peut même, chez *Deiphon* et surtout *Staurocephalus* (fig. 171), se prolonger bien en avant du limbe céphalique; la ligne de suture faciale, qui a les mêmes relations que chez les Phacopidés, se trouve par suite reportée

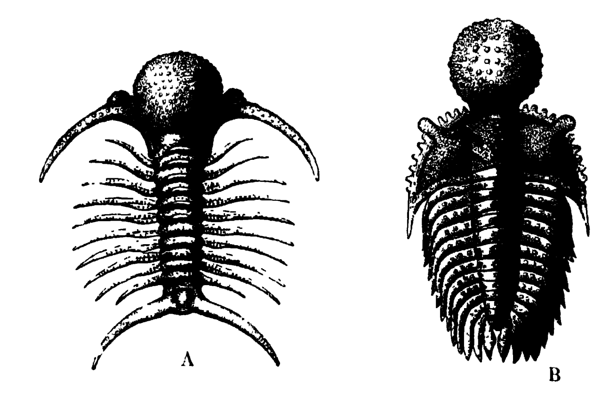


Fig. 171 — Chéiruridés. — A, *Deiphon Forbesi* Barr. Bohémien; B, *Staurocephalus Murchisoni* Barr. Bohémien (BARRANDE).

sur la face ventrale. Le caractère essentiel consiste dans le développement extrême des pointes latérales de toutes les parties. 11 segments thoraciques, rarement davantage.

Cheirurus Beyr. est l'un des genres de Trilobites les plus riches en formes. La tête est encore semi-circulaire; la glabelle a des sillons latéraux bien développés. Les sous-genres sont fondés sur divers caractères, mais principalement sur le développement des pointes, qui est très variable; ils se répartissent dans deux sections. Il y a 9 à 11 segments thoraciques dans l'une des sections, et 12 dans l'autre (Cambrien-Eifélien).

Chez *Amphion* Pand. existent 15 à 18 segments. Les autres caractères rapprochent ce genre du précédent (Ordovicien.)

Placoparia Corda est dépourvu d'yeux et de ligne de suture.

Deiphon Barr. et *Staurocephalus* Barr. (fig. 171) sont des formes

remarquables par le développement exceptionnel de la glabelle : dans le dernier genre, la glabelle est divisée profondément par des sillons, et le lobe antérieur, hémisphérique, est complètement projeté en dehors du limbe.

Chez *Deiphon*, la glabelle envahit toute la tête, et les yeux finissent par être portés par la base des pointes génales. En même temps les pleuræ se réduisent en largeur au point que le thorax ne consiste plus qu'en son axis et de longues pointes pleurales (Silurien).

7e FAMILLE. — ACIDASPIDÉS.

Cette famille ne comprend qu'un seul genre, *Acidaspis* Murch. (fig. 172), remarquable par la présence de sillons longitudinaux

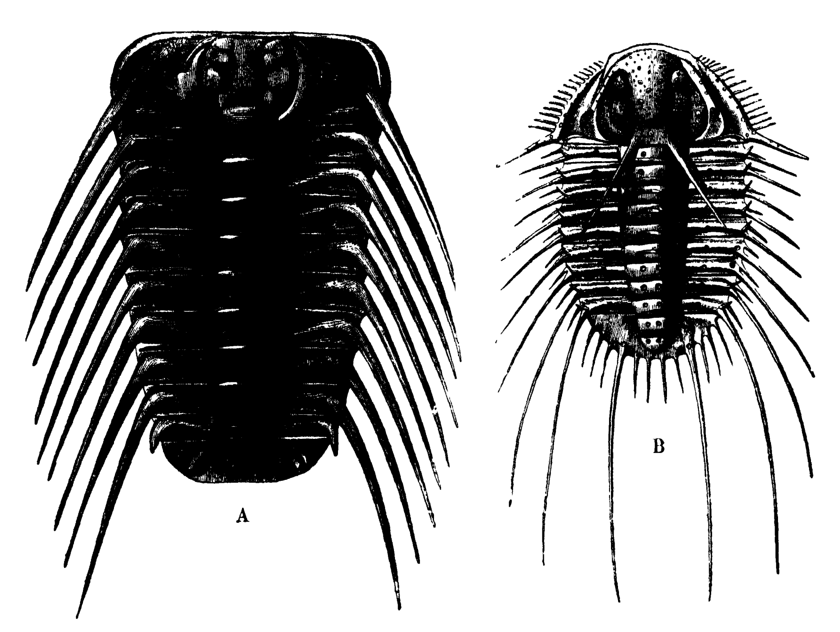


Fig. 172. — Acidaspidés. — A, *Acidaspis Buchi* Barr. Bohémien ; B, *Acidaspis Dufrenoyi* Barr. Dévonien (?) (Etage E) (BARRANDE).

supplémentaires à la glabelle. La trilobation est ainsi masquée dans la partie céphalique. La suture faciale est continue, parfois absente. Le pygidium est très réduit. Il y a toujours un très grand nombres d'épines grêles très allongées : chaque segment abdominal en porte deux paires à chacune des plèvres, et une paire sur le rachis. Leur position caractérise les espèces. Il y a 9 à 10 segments (Silurien, Dévonien).

8ᵉ FAMILLE. — LICHADIDÉS.

Les *Lichadidés* se réduisent aussi au genre *Lichas* Dalm. C'est un Trilobite de grande taille qu'on rencontre rarement en entier. Le caractère essentiel est l'élargissement et l'aplatissement du test. La glabelle est trilobée, en forme de trèfle. La ligne de suture est discontinue en avant. Le test est granuleux. 9-10 segments abdominaux (Silurien).

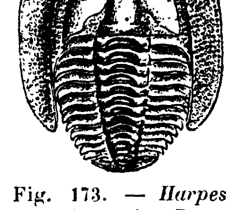


Fig. 173. — *Harpes Benignensis* Barr. Ordovicien (BARRANDE).

9ᵉ FAMILLE. — ARPEDIDÉS.

Le genre *Harpes* Goldf. (fig. 173) est remarquablement aberrant. Le limbe est extrêmement développé, et se prolonge loin en arrière : il est criblé de fines perforations. La glabelle est conique. Les yeux sont de simples *stemmates* portées sur de petites éminences reliées à la glabelle par une crête transversale. La suture faciale est reportée sur l'arête externe du limbe. Il y a 25 à 30 segments abdominaux; le pygidium, très réduit, se compose de 3 à 4 anneaux absolument soudés.

Ce genre absolument isolé, qui renferme environ 33 espèces, est limité au Silurien.

10ᵉ FAMILLE. — BRONTÉIDÉS.

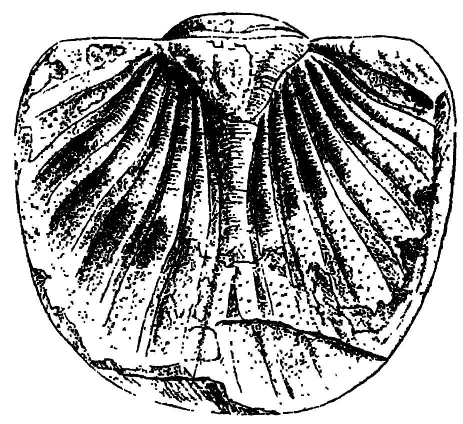


Fig. 174. — Pygidium de *Bronteus palifer* Beyr. Bohémien (BARRANDE).

Le genre *Bronteus* Golfd. (fig. 174) (Silurien et Dévonien) est remarquable par son pygidium très développé, formé d'un axe rudimentaire autour duquel rayonnent des sillons. La glabelle s'élargit beaucoup en avant. La ligne de suture est interrompue en avant. Enfin *Bronteus* est un des rares genres de Trilobites où les plèvres soient ornées de bourrelets au lieu de sillons. Il y a 10 segments abdominaux.

11e FAMILLE. — ASAPHIDÉS.

Cette famille renferme des Trilobites de grande taille à test lisse, chez lesquels se manifeste une tendance plus ou moins

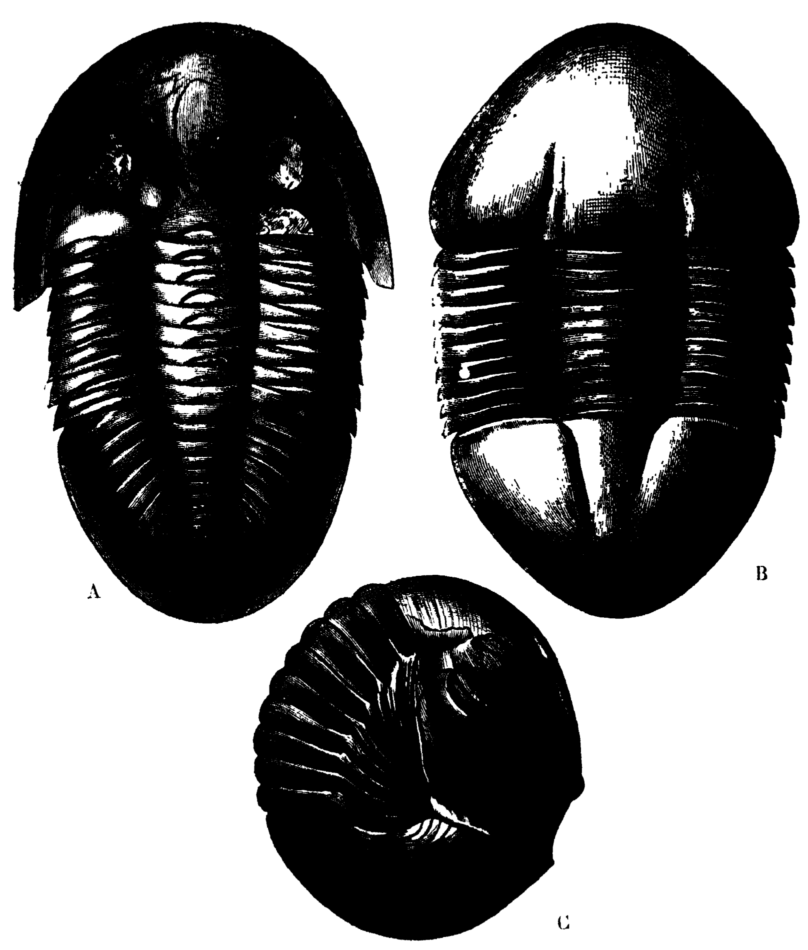


Fig. 175. — Asaphidés. — A, *Asaphus peltastes* Salt. Ordovicien d'Angleterre (Salter) ; B, *Illænus Katzeri* Barr. Ordovicien de Bohême (Barrande) ; C, *Bumastus insignis* Hall. Bohémien d'Angleterre (Salter).

marquée à l'effacement de la forme trilobitique. Le nombre des segments abdominaux est normalement de 8 : il peut varier de 5 à 10. Le test est lisse, les pointes génales ou pleuralessont nulles ou peu marquées, le pygidium bien développé et ovale. La suture faciale est interrompue en avant.

Ogygia Brongn. est le genre de cette famille qui se rapproche le plus des Trilobites normaux. La tête, très grande, a une glabelle bien marquée, avec 4 sillons latéraux. L'axe et les segments du pygidium sont bien distincts : il existe des pointes génales. L'hypostome est rond.

Chez *Niobe* Ang., les 4 sillons de la glabelle tendent à s'effacer ainsi que les pointes pleurales. *Asaphus* Brongn. (fig. 175, A) a encore une glabelle large, mais dépourvue de sillons; les plèvres sont arrondies à leur extrémité : la segmentation du pygidium est pesque complètement effacée, mais l'axe reste distinct. Le sous-genre *Megalaspis* Ang. est remarquable par l'allongement en pointe de l'extrémité antérieure de la tête, et par ses pointes génales. Chez *Psilocéphalus* Salt. la glabelle devient mal délimitée, ainsi que l'axe du pygidium (Cambrien supérieur).

Nileus Dalm. marque un degré de plus dans l'effacement de l'axe du pygidium (Ordivicien).

Nous arrivons ainsi à *Illænus* Dalm. (fig. 175, B), où la trilobation de la tête et du pygidium n'est plus marquée que par l'existence de deux faibles sillons. Ces deux parties du corps, complètement lisses, sont de taille égale et ne se distinguent plus que par la ligne de suture et les yeux.

Enfin le genre *Bumastus* Murch. marque le dernier degré de ce processus : les sillons longitudinaux ne sont même plus nettement marqués sur l'abdomen.

Il faut citer encore le curieux genre *Æglina* Barr. (fig. 165, page 338), remarquable par le développement extraordinaire qu'ont pris les yeux, qui recouvrent presque entièrement les joues. La glabelle est énorme, la trilobation encore bien indiquée (Ordovicien).

B. *Ligne de suture obscure ou sub-marginale, ou nulle; yeux souvent absents* [***Ampycini***].

FAMILLE. — TRINUCLÉIDÉS.

Ce groupe tout à fait aberrant est défini par le développement énorme du céphalothorax qui dépasse l'abdomen et le pygidium réunis : le limbe, perforé de nombreux pores, est extrêmement large et se prolonge par deux longues pointes génales qui s'étendent bien en arrière de l'extrémité postérieure du corps. La glabelle est divisée en 3 lobes par deux profonds sillons longitudinaux. Les yeux font défaut à l'état adulte; ils sont représentés dans le jeune âge par des stemmates. La suture faciale est rudimentaire ou nulle. Il y a 6 segments abdominaux.

Les trois genres de cette famille se distinguent facilement par la forme de la glabelle et du pygidium.

Trinucleus Lhwyd. (fig. 176, A) a la glabelle trilobée; le pygidium est court, triangulaire, à anneaux indistincts (Ordovicien).

Dionide Barr. (B) a aussi la glabelle trilobée; le pygidium

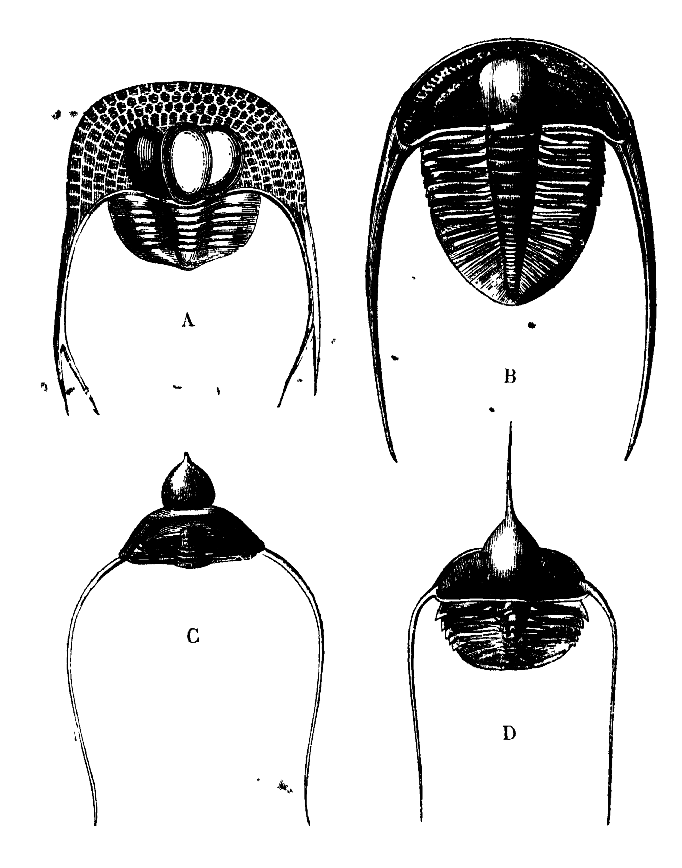


Fig. 176. — Trinucléidés. — A, *Trinucleus Pongerardi* Barr. Ordovicien; B, *Dionide formosa* Barr. Bohémien; C, *Ampyx tenellus* Barr. Ordovicien (enroulé); D, *Ampyx Ruaulti* Barr. Ordovicien (Barrande).

est long, arrondi, et porte de nombreux sillons (Ordovicien).

Chez *Ampyx* Dalm. (fig. 176, C) le limbe est rudimentaire et imperforé. La glabelle est simple et se prolonge souvent en avant par une pointe aiguë : il y a une ligne de suture discontinue : enfin le pygidium est bien développé et annelé (Ordovicien et Bohémien).

C. *Suture faciale et yeux nuls* [*Agnostini*].

FAMILLE. — AGNOSTIDÉS.

Le genre *Agnostus* Brongn. (fig. 174) marque le terme extrême de la réduction dans le nombre des anneaux abdominaux : ce nombre est constamment réduit à 2. Le céphalothorax et le pygidium sont de larges boucliers de même dimension et presque semblables : la glabelle et l'axe du pygidium sont renflés et se ressemblent beaucoup. Le rachis des deux segments abdominaux est aussi bien indiqué : il porte de petits mamelons. Il n'y a ni yeux ni ligne de suture.

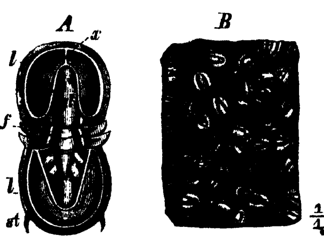


Fig. 177. — *Agnostus pisiformis* L. Cambrien de Scanie. — *k*, céphalothorax; *r*, abdomen; *s*, pygidium; *gl*, glabelle; *w*, *w'*, joues; *st*, pointes du pygidium; *f*, sillons des plèvres; *ax*, axe; *l*, bourrelet longitudinal (Angelin).

Cette famille semble se rattacher à celle des *Trinucléidés* par l'intermédiaire de *Microdiscus* Emmons, qui est aussi dépourvu de ligne de suture et d'yeux, mais qui a 4 segments abdominaux et dont le pygidium est segmenté (Cambrien).

Répartition des Trilobites.

Les Trilobites sont, avec les Céphalopodes, les fossiles les plus importants de l'ère paléozoïque. On les rencontre dès les premières couches fossilifères du Cambrien (*Lingula flags*, Faune 1° de Bohême), ce sont les Olénidés et les Conocéphalidés qui dominent dans le Cambrien. Il est à remarquer que les formes à nombreux anneaux, et représentant le mieux le type moyen du groupe (*Paradoxides*, *Olenellus*, etc.), ont apparu les premières. Le Cambrien moyen et le supérieur comprennent déjà de nombreuses autres familles, mais représentées par des formes peu abondantes. Ce sont ces familles qui deviennent très répandues dans le reste du Silurien. L'Ordovicien est l'époque de l'apogée des Trilobites. Le nombre des genres décroît dès le Bohémien ; il est très réduit dans le Dévonien, quoique les individus restent très nombreux. Il n'y a plus que deux espèces dans le Carbonifère, et une seule dans le Permien.

Le tableau suivant indique les familles et les genres les plus abondants aux diverses époques. Les noms entre parenthèses

indiquent les formes moins amplement représentées que les autres.

Cambrien.	OLÉNIDÉS. (CONOCÉPHALIDÉS). (ASAPHIDÉS). (AGNOSTIDÉS).	*Agnostus.* *Conocephalus.* *Ellipsocephalus.*	Camb. infér. *Olenellus.* Camb. moy. *Paradoxides.* Camb. sup. *Olenus.*
Ordovicien.	(OLÉNIDÉS). (CONOCÉPHALIDÉS). TRINUCLÉIDÉS. ASAPHIDÉS. PHACOPIDÉS.	LICHADIDÉS. PROÉTIDÉS. ACIDASPIDÉS.	*Asaphus.* *Ogygia.* *Ampyx.* *Ilœnus.* *Trinucleus.*
Bohémien.	CALYMÉNIDÉS. BRONTÉIDÉS. PHACOPIDÉS. ACIDASPIDÉS. PROÉTIDÉS.	*Harpes.* *Proetus.* *Lichas.* *Homalonotus.*	
Dévonien.	(CALYMÉNIDÉS). (BRONTÉIDÉS). PHACOPIDÉS. PROÉTIDÉS.	*Homalonotus.* *Phacops.* *Acidaspis.* *Proetus.*	(*Phillipsia*).
Carbonifère.	(PROÉTIDÉS).	*Phillipsia.*	(*Proetus*).
Permien.		(*Phillipsia*).	

2e Ordre. — MÉROSTOMES.

Corps très allongé, orné d'écailles. Appendices céphalothoraciques insérés sur la face ventrale, composés d'une paire d'antennules et de 5 paires d'appendices à la fois locomoteurs et masticateurs. Bouche protégée en arrière par un métastome. Abdomen formé de 6 segments, portant à la face ventrale des lamelles qui recouvrent les branchies. Post-abdomen formé de 6 segments au plus, dépourvus d'appendice. Telson inarticulé.

A l'opposé des Trilobites, les Mérostomes constituent un groupe polymorphe. La modification la plus importante consiste dans la réduction du post-abdomen et la fusion plus ou moins prononcée des anneaux de l'abdomen. On peut établir ainsi chez les Mérostomes une série où les termes diffèrent par la réduction et la coalescence des parties postérieures du corps : cette série est parallèle à celle que nous aurons à constater chez les Arachnides.

1er Ordre. — EURYPTÉRIDÉS.

Crustacés de grande taille, caractérisés par le grand nombre de segments libres (12 en général) en arrière de la région céphalothoracique.

Les Euryptéridés sont les plus grands Arthropodes connus : certaines espèces de *Pterygotus* dépassent 1m,50.

Le céphalothorax (fig. 178) est formé de 6 anneaux fusionnés,

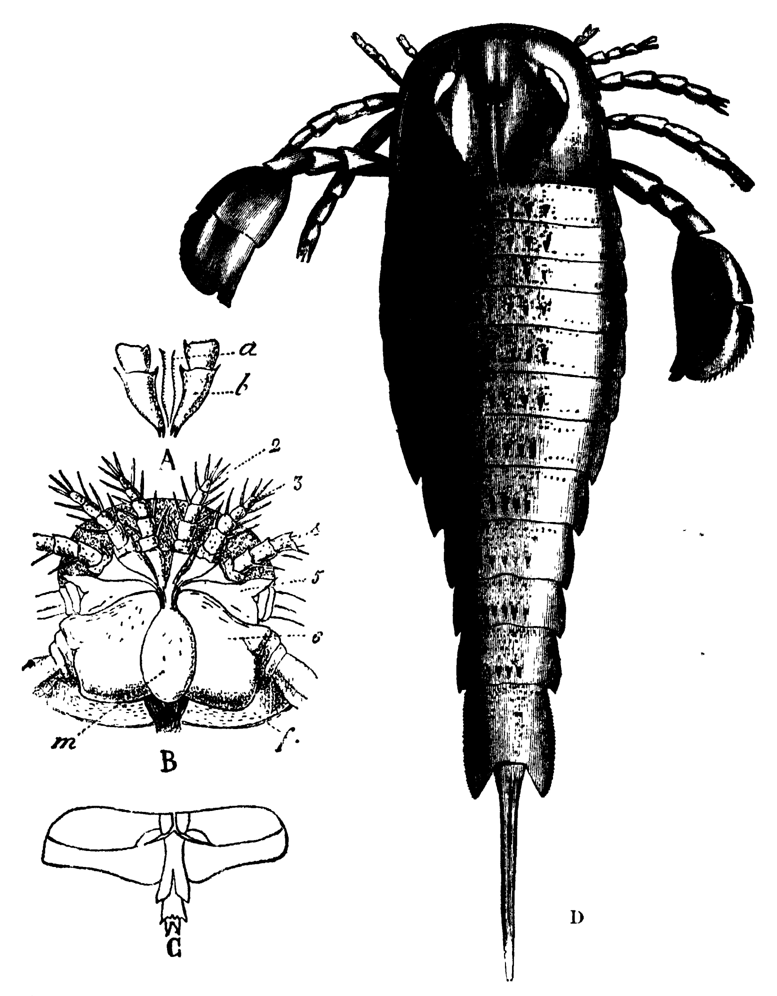


Fig. 178. — *Eurypterus Fischeri* Eichw. Bohémien de l'île d'Œsel. — A, premiers appendices; *a*, antennes; *b*, basipodite de la première paire de pattes; B, face inférieure du céphalothorax, 2, 3, 4, 5, 6, pattes-mâchoires; *m*, métastome; *f*, première paire de pattes foliacées; C, première patte foliacée abdominale, isolée; D, l'animal entier, face dorsale (NIESZKOWSKY).

qui ne sont reconnaissables que par le nombre des appendices. Il est recouvert dorsalement d'un bouclier indivis où se voient

2 yeux saillants, réniformes, et 2 ocelles médians. La face ventrale est cachée presque complètement par les appendices, disposés autour de la bouche, qui a la forme d'une fente allongée. La 1re paire constitue des *antennes* préorales, qui peuvent être ou bien très grêles (*Eurypterus*) ou bien au contraire très développées, et terminées par de fortes pinces qui rappellent les chélicères des Scorpions (*Pterygotus*). Les 5 paires suivantes sont des pattes-mâchoires, dont les articles basilaires, très élargis, portent en regard de la bouche des denticulations variées. La dernière paire, beaucoup plus grande que les autres, se termine en général par de larges palettes natatoires. La bouche est protégée en arrière par une paire impaire (*métastome*). Parfois (*Pterygotus*) une autre pièce impaire (*épistome*) existe en avant de la bouche.

L'abdomen se compose de 6 segments mobiles, visibles sur la face dorsale : ils semblent se réduire à 5 sur la face ventrale. Mais ce qui, sur la face ventrale, semble constituer la paroi abdominale de chaque segment, représente en réalité un ensemble de pattes lamelleuses, analogues à celles qui existent chez *Limulus*, qui se recouvrent partiellement d'avant en arrière, et devaient protéger les branchies. Les lamelles d'une même paire sont soudées sur la ligne médiale et laissent voir une rainure. Les premières paires de pattes correspondant à l'*opercule* des Limules, sont séparées par une languette médiane, et se subdivisent de plus par un sillon transversal)(Fr. Schmidt (1).

Le post-abdomen, composé de 6 segments, fait suite sans interruption à l'abdomen. Il est dépourvu d'appendices, et se termine par un telson indivis, très long chez *Eurypterus*, large et aplati chez *Pterygotus*.

Eurypterus Dekay (fig. 178) est caractérisé par des antennules très grêles, par des yeux sans facettes.

Ce genre atteint une taille considérable (3-4 déc.). Il est représenté par de nombreuses espèces du Bohémien au Carbonifère. Il s'éteint avant le Trias.

Stylonurus Page (Bohémien, Dévonien) est remarquable par la longueur des paires de pattes 4 et 5. Woodward a figuré des individus restaurés où ces appendices se terminent par des griffes ; suivant Hall (2), ils se termineraient en réalité par une palette natatoire ; les autres appendices seraient aussi très ana-

(1) Fr. Schmidt, *Die Crust.*, *Mem. Ac. Imp. Saint-Péterbourg*, 7e série, t. XXXI, 1883.
(2) Hall, *Pal. of. New York*, VII, 1888.

logues à ceux d'Eurypterus. Il y a 5 paires d'appendices et non 4 comme le croyait Woodward (1).

Slimonia Page diffère d'Eurypterus en ce que le telson est une large plaque ovale. De plus les segments abdominaux sont beaucoup plus étroits que les précédents.

Une espèce (*S. acuminata*) dans le Dévonien d'Écosse.

Pterygotus Ag. (fig. 179) est assez différent d'*Eurypterus* pour former, pour certains auteurs, le type d'une famille distincte. La 1re paire d'appendices (antennes) se développe en pinces puissantes. Les 4 paires suivantes, dont une est omise sur la figure ci-contre due à Woodward, sont très courtes, et la dernière se termine en forme de palette comme chez les Euryptérides ; mais elle est plus étroite à son extrémité. Les pattes foliacées ont été retrouvées par Salter et Woodward. (Bohémien et Dévonien d'Écosse, de Bohême, d'Amérique, etc.)

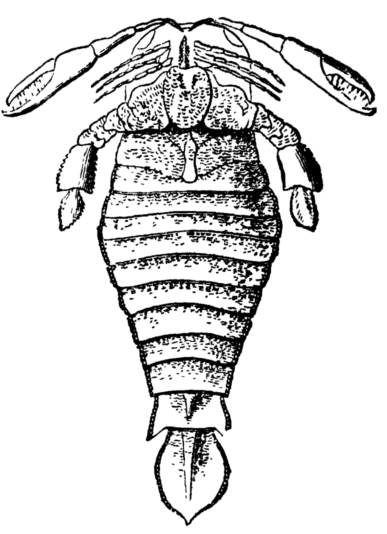


Fig. 179. — *Pterygotus anglicus* Ag. Dévonien d'Ecosse (Oldred Sandstone) d'Écosse (La première paire d'appendices postoraux est omise dans cette figure de Woodward).

2e Ordre — XIPHOSURES.

Corps trilobé longitudinalement. Bouclier céphalothoracique indivis, portant à la face inférieure 1 *paire d'antennes terminées par des pinces, et* 6 *paires de pattes ambulatoires dont l'article coxal sert à la mastication. Abdomen à* 6 *segments, portant autant de paires de pattes lamelleuses. Post-abdomen peu développé, parfois réduit à un long telson inarticulé.*

Les premiers des caractères indiqués n'ont été jusqu'à présent indiqués que pour le genre vivant *Limulus*. Mais l'analogie extérieure de ce genre avec les types paléozoïques autorise un rapprochement admis sans contestation. Les appendices des Limules ont la plus grande analogie avec ceux des Euryptés-

(1) Peach, *On a new Eurypterid from the Upper Coal-Measures of Radstock, Somersetshire* (*Proc. R. Physic. Soc.*, 1887-88).

ridés : mais la réduction du post-abdomen et la soudure des anneaux abdominaux donnent au corps un aspect très différent. Les formes paléozoïques établissent à cet égard une transition des plus nettes.

1re FAMILLE. — HÉMIASPIDÉS.

Formes paléozoïques dont le post-abdomen est composé de segments libres, peu nombreux.

Les Hémiaspidés constituent un groupe synthétique important : quoique la face ventrale, et par suite les appendices, ne soient malheureusement pas connus, on peut considérer les gen-

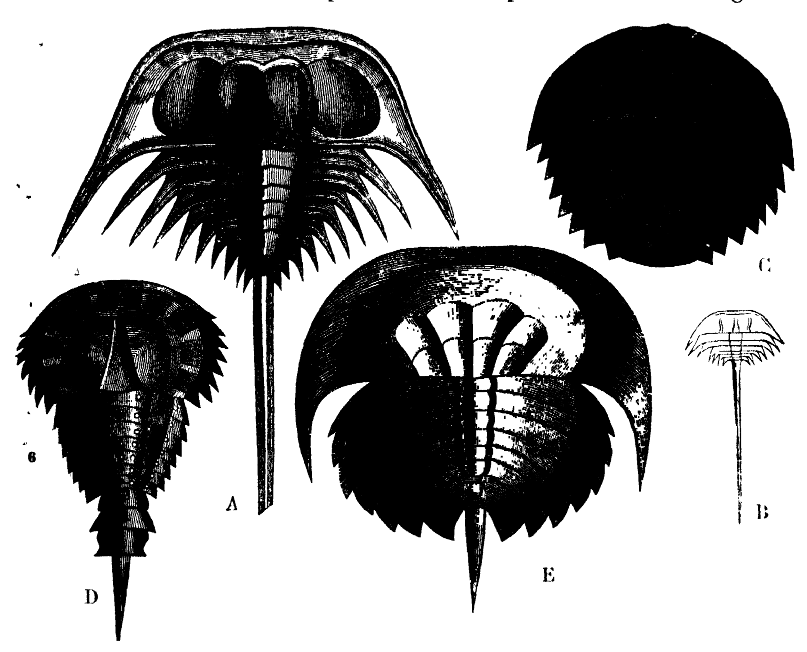


Fig. 180. — Hémiaspidés. — A, *Belinurus reginæ* Baily. Carbonifère, Irlande ; B, le même, grandeur naturelle ; C, *Neolimulus falcatus* Wood. Bohémien, Angleterre ; D, *Hemiaspis limuloides* Wood. Bohémien, Angleterre ; E, *Prestwichia rotundata* Prestw. Carbonifère, Angleterre (Woodward).

res de ce groupe comme établissant nettement une liaison entre les Euryptéridés et les Trilobites d'une part, et d'autre part entre les groupes précédents et les embryons de Limules. Le corps est parfois nettement trilobé (*Belinurus*) comme chez les Trilobites ; mais le post-abdomen à segments libres (*Hemiaspis*), terminé par un long telson, rappelle les Euryptéridés. Enfin les Limules traversent un stade qui rappelle exactement l'état adulte de *Prestwichia*.

La comparaison des divers genres montre la réduction graduelle des segments abdominaux, en nombre et en étendue. Ce fait est déjà annoncé chez les Euryptéridés dans le genre *Slimonia*.

Hemiaspis Woodw (fig. 180, D) présente un large céphalothorax orné de renflements disposés en demi-cercles, puis 6 anneaux abdominaux, décroissant de largeur, puis un post-abdomen formé de 3 segments étroits et terminé par un telson long et aigu.

Chez *Exapinurus* Nieszk. le post-abdomen subsiste encore, mais l'on voit s'indiquer une division de l'abdomen en trois régions longitudinales par l'apparition de deux sillons.

Pseudoniscus Nies. (Silurien et Dévonien supérieur) ressemble encore davantage à un Trilobite : le post-abdomen n'est pas nettement distinct de l'abdomen, et ces deux régions comprennent ensemble 9 segments, divisés longitudinalement en 3 lobes. La principale différence avec les Trilobites consiste en ce que le bouclier céphalothoracique est lisse et non divisé en trois régions.

Neolimulus Woodward (fig. 180, C) (Bohémien) ressemble beaucoup à *Pseudoniscus*, mais le bouclier céphalothoracique s'élargit. Il y a neuf segments libres, et probablement un telson. On voit apparaître pour la première fois sur le bouclier deux lignes obliques et symétriques annonçant la suture faciale que nous avons trouvée chez les Trilobites.

Dans les dépôts carbonifères existe le genre important *Prestwichia* Woodw. (fig. 180, L), dont le bouclier se prolonge en arrière par deux pointes, et offre comme les Trilobites une aire frontale distincte. Les segments abdominaux sont soudés, et la forme générale du corps est circulaire. De ce genre il faut rapprocher *Belinurus* König (fig. 180, A) (Dévonien, Carbonifère, dont les anneaux abdominaux sont mobiles.

2e FAMILLE. — LIMULIDÉS.

Les *Limules* marquent le dernier terme de l'évolution indiquée par les genres précédents. Non seulement le post-abdomen a complètement disparu, et est remplacé par un long telson articulé sur l'abdomen, mais de plus, à l'état adulte, les anneaux de l'abdomen sont soudés en une carapace continue. Les segments abdominaux se reconnaissent cependant, non seulement au nombre des appendices, mais aussi à la présence de 6 paires de pointes latérales et de 5 perforations correspondant aux intervalles des segments.

Le céphalothorax, très développé, se divise à sa face dorsale en une *glabelle* médiane, deux joues latérales et un limbe

marginal très large. Il porte à sa face inférieure 6 paires d'appendices exactement homologues à ceux des Euryptéridés : la paire préorale est très réduite. Les 5 autres paires ont leur article coxal disposé pour la mastication. Toutes sont terminées

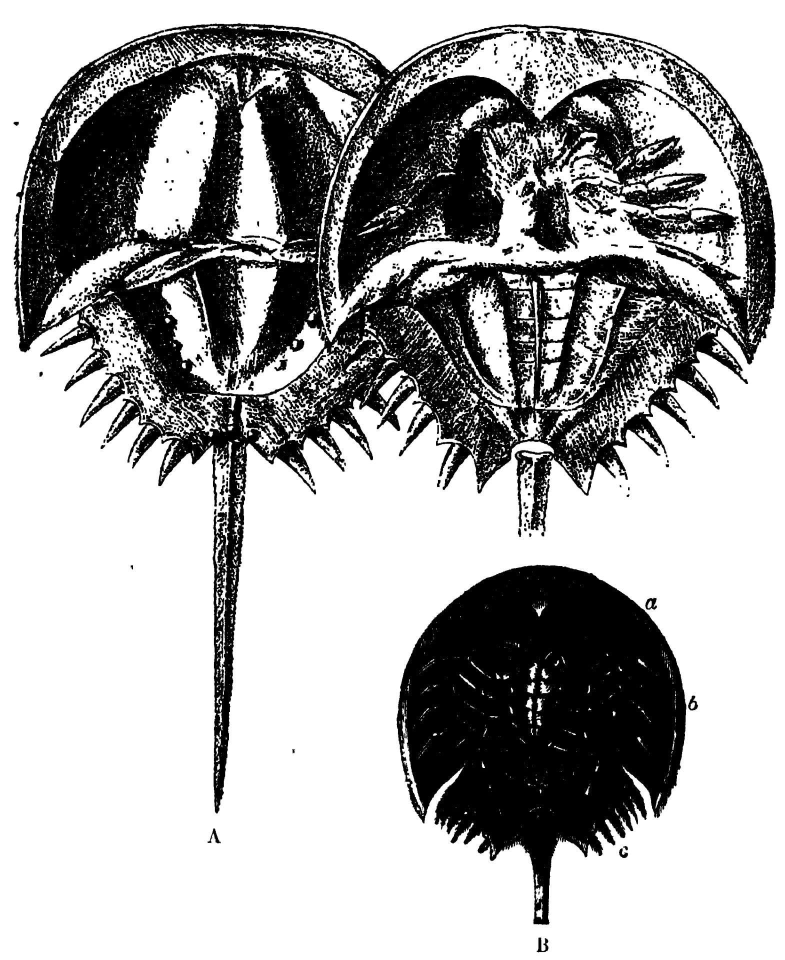


Fig. 181. — A, *Limulus Walchi* Desm. Solenhofen (Zittel) ; B, *L. Moluccanus*, actuel, face ventrale. *a*, chélicères, *b*, pattes thoraciques (maxillipèdes) ; *c*, abdomen montrant l'opercule et les pattes branchiales. Le telson est supposé coupé (Van der Hoeven).

par des pinces (sauf chez le mâle, où les pattes antérieures se terminent par des griffes). Les appendices abdominaux, au nombre de 6 paires, sont de larges lamelles recouvrant à leur intérieur les lamelles branchiales. La 1re paire, ou *opercule*

recouvre toutes les autres. Elle est fixée au céphalothorax.

Le genre *Limulus* Müll s'est maintenu presque sans modification depuis le Trias (*L. Bronni.* Schimp., Vosgien, et *L. priscus* Münst., Franconien). Les plus beaux exemplaires fossiles viennent des schistes de Solenhofen (*L. Walchi*) (fig. 179); ils sont très analogues aux formes récentes : celles-ci se rencontrent dans les mers de l'Archipel Indien, du Japon et de l'Amérique du Nord.

Limulus, à l'état adulte, n'est déjà pas très différent des groupes précédemment étudiés; mais de plus il passe dans le cours de son développement par un stade appelé *Trilobitique*, où il se rapproche d'une manière frappante des *Prestwichia* : le céphalothorax est déjà complètement formé et ne porte pas trace de segmentation; comme chez *Prestwichia* il porte une saillie médiane. Les anneaux de l'abdomen sont encore distincts, mais soudés; ils sont formés par une portion médiane, saillante, et deux portions latérales. Ils portent à leur face inférieure des pattes lamellaires.

Affinités des Trilobites. — Malgré le grand nombre des genres qui composent l'ordre des Trilobites, il n'existe pas de forme qui permette de relier avec certitude cet ordre aux autres groupes de Crustacés. Considéré dans son ensemble, le groupe des Trilobites a des affinités multiples, qui rendent sa position systématique un peu douteuse. La ressemblance avec les *Isopodes*, et en particulier avec le genre *Serolis*, des grandes profondeurs, est tout extérieure et ne peut guère se soutenir maintenant qu'on connaît la face ventrale des Trilobites. Ces Crustacés ont plus d'analogie avec les *Phyllopodes*, dont ils se rapprochent par la segmentation du thorax, le manque de différenciation des appendices, la présence d'un hypostome qui représenterait la lèvre supérieure des Phyllopodes (Burmeister).

Mais c'est avec les *Mérostomes* que les Trilobites ont les affinités les plus nettes. Les appendices céphaliques sont constitués comme ceux des Euryptéridés; toutefois les antennes ne sont pas connues avec certitude. Mais la pièce impaire des Trilobites, située en avant de la bouche (*hypostome*), n'est pas l'homologue du *métastome* des Euryptéridés, qui est en arrière de la bouche; de plus, les pattes thoraciques des Trilobites sont très différentes des appendices lamelleux des Euryptéridés et des Xiphosures.

L'analogie est plus grande avec les Xiphosures. Certains d'entre ces derniers (*Hemiaspis*, *Belinurus*) montrent même la trilobation des trois régions du corps; ils présentent même la

ligne de suture faciale. Enfin l'un des stades du développement du Limule (stade trilobitique) vient combler la lacune qui subsistait encore.

On peut donc considérer l'ordre des Trilobites comme un rameau qui s'est détaché de très bonne heure de la souche d'où se sont différenciées plus tard les Euryptéridés et les Xiphosures. La forme ancestrale commune, qui nous est inconnue, était probablement une forme d'Entomostracés voisine des Phyllopodes.

Répartition et phylogénie des Crustacés. — Les Crustacés constituent un phylum distinct, qui ne dérive d'aucun autre type aujourd'hui connu. Ils apparaissent dans les plus anciennes couches fossilifères (Cambrien inférieur). Ils y sont déjà représentés par des formes très différenciées (Ostracodes, Phyllocarides, Trilobites) que l'on ne peut pas considérer comme tout à fait primitives.

Le type le plus simple que l'on puisse considérer n'est réalisé, à l'état adulte, ni parmi les formes vivantes, ni parmi les formes fossiles actuellement découvertes. C'est la larve *Nauplius*, réduite à 3 segments soudés, pourvus chacun d'une paire d'appendices. L'embryogénie et l'anatomie comparée montrent que dans le cours du développement tous les Crustacés traversent ce stade, soit dans l'œuf, soit à l'état libre. Les nouveaux segments naissent à la partie postérieure du corps. Les formes inférieures sont caractérisées par la variabilité du nombre des segments, et l'absence de différenciation des appendices. La division du travail entre les appendices et la fixation du nombre des segments sont un caractère de perfectionnement ultérieur.

La Paléontologie confirme, malgré l'insuffisance des documents, ces vues que nous ne pouvons développer ici. Quelques-unes des premières formes apparues offrent précisément ces caractères. D'une part, les appendices ont une variabilité très grande chez les divers genres d'Ostracodes vivants, et nous ne pouvons rien préjuger pour les fossiles. Chez les Trilobites au contraire, tous les appendices sont semblables et servent à la fois à la marche et à la respiration ; le nombre des segments est extrêmement variable. L'évolution de l'embranchement était cependant assez avancée à l'époque cambrienne, puisque l'on rencontre côte à côte des Trilobites et des Phyllocarides. Les types tout à fait primitifs, analogues aux Nauplius ou aux Phyllopodes, n'ont pas laissé d'empreintes dans ces couches.

Les *Ostracodes*, qui constituent un type très peu différencié et d'organisation très inférieure, se montrent dès le Cambrien

le plus ancien (*Leperditia*) et semblent s'être maintenus sans modifications importantes.

Les *Cirripèdes* sont aussi très anciens (Silurien inférieur) et certaines des formes de cette époque sont encore représentées à l'époque actuelle (*Pollicipes*). L'embryogénie montre que les Cirripèdes sont des Crustacés aberrants qui passent tous par le stade *Cypris*, et par suite dérivent manifestement des Ostracodes. Ils se sont maintenus depuis le Silurien. Les Balanidés, plus différenciés que les Lépadidés, datent probablement du Crétacé.

L'enchaînement phylogénétique des *Malacostracés* se suit facilement sur les formes vivantes et se retrouve aussi chez les fossiles.

Les *Leptostracés* sont des types de transition manifestes entre les Phyllopodes et les Thoracostracés proprement dits. Le nombre des appendices abdominaux n'est pas encore invariablement fixé. Le thorax porte des appendices foliacés analogues à ceux des *Apus*, tandis que les pattes natatoires de l'abdomen sont celles des Malacostracés (*Nebalia*). Les Leptostracés sont très anciens (Cambrien), et il est à remarquer que dans les formes paléozoïques le nombre des segments n'est pas absolument délimité.

Les Édriophthalmes et les Podophthalmes n'ont été retrouvés que dans des terrains plus récents (à partir du Carbonifère).

Les *Isopodes* et les *Amphipodes* sont trop rares à l'état fossile pour que la Paléontologie puisse rien nous apprendre sur leur origine. L'Anatomie comparée montre qu'ils doivent constituer un phylum distinct de celui des Podophthalmes et dont l'organisation ne s'est pas autant perfectionnée.

Les *Cumacés*, qui présentent à l'état adulte les caractères des formes larvaires de Décapodes, associés à des caractères des Édriophthalmes, sont inconnus à l'état fossile.

Les *Schizopodes* relient nettement les Leptostracés aux Décapodes, comme le montre la simplicité de leur organisation. Les Décapodes macroures traversent à la fin de leur développement un stade larvaire qui reproduit ces caractères. Or les Podophthalmes les plus anciens semblent précisément devoir être rapportés à cet ordre.

Les *Stomatopodes* constituent un petit groupe très délimité, caractérisé par l'adaptation des pattes ravisseuses et qui est rare à l'état fossile ; il était certainement différencié à l'époque jurassique ; leur anatomie ne prouve pas qu'il dérive des Schizopodes.

Les *Décapodes* sont très anciens. *Anthrapalæmon*, du Houiller, est un Pénœide typique. On sait que le développement de certaines formes (*Penœus*) reproduit tous les stades évolutifs par lesquels a dû passer le groupe. Les types de passage des Décapodes Macroures aux Brachuyres ont persisté à l'époque actuelle, et leur enchaînement est trop connu pour qu'il soit nécessaire de l'indiquer ici avec détail.

La classe des *Palæostracés* est la seule qui contienne des types complètement disparus. Des deux ordres qui la composent, le premier, celui des *Mérostomes*, présente cet intérêt spécial, que les formes qui le composent ont des caractères synthétiques de Crustacés et d'Arachnides. Nous avons vu que l'homologie des appendices céphalothoraciques des Euryptéridés avec ceux des Scorpionides se faisait sans difficulté; d'autre part, au point de vue anatomique, le genre vivant *Limulus* a de nombreux points d'organisation communs avec les Arachnides, en particulier pour l'appareil circulatoire. Il est donc naturel de considérer les Euryptéridés comme les Crustacés les moins éloignés du type d'Arthropode qui a donné naissance aux Trachéates : mais rien jusqu'ici ne permet de définir si cette forme primitive était l'un des types inférieurs de Crustacés, les Phyllopodes par exemple.

2e Sous-Embranchement. — TRACHÉATES.

Arthropodes à respiration aérienne.

1re Classe. — ARACHNIDES.

Trachéates dépourvus d'ailes, dont le corps présente toujours au moins 2 parties : un céphalothorax pourvu de 4 paires d'appendices et un abdomen dépourvu d'appendices. Il existe aussi parfois un postabdomen.

La plupart des types d'Arachnides représentés à l'état fossile existent encore actuellement : un seul sous-ordre a complètement disparu, c'est celui des *Anthracomarti* de l'époque carbonifère, mais il n'est pas très différent des groupes actuels. La classe, dans son ensemble, s'est différenciée de très bonne heure; on trouve en effet dès l'époque silurienne des Scorpions qui possèdent tous les caractères essentiels des Scorpions actuels. Ce fait est d'une grande importance. Les fossiles en question sont en effet les animaux aériens les plus anciens découverts jusqu'à ce jour. Ils sont évidemment organisés pour vivre sur la terre

ferme, et sont les seuls témoins que nous ayons de l'existence du sol émergé à cette époque reculée. Il est important de constater de plus que le premier apparu des ordres d'Arachnides est celui où l'abdomen est nettement segmenté (il est formé de 7 segments) et suivi d'un post-abdomen également segmenté (6 segments). La morphologie comparée montre nettement que tous les autres ordres d'Arachnides dérivent de celui-là par un processus facile à définir ; le post-abdomen se réduit graduellement et cesse d'être segmenté : puis l'abdomen lui-même se condense en une masse unique où les anneaux peuvent même cesser d'être visibles. Enfin, dans les types dégradés, tout le corps se réduit à une masse unique, non segmentée. Or l'ordre d'apparition des Arachnides confirme pleinement ces vues.

Les **SCORPIONIDES** paléozoïques ont avec les formes actuelles

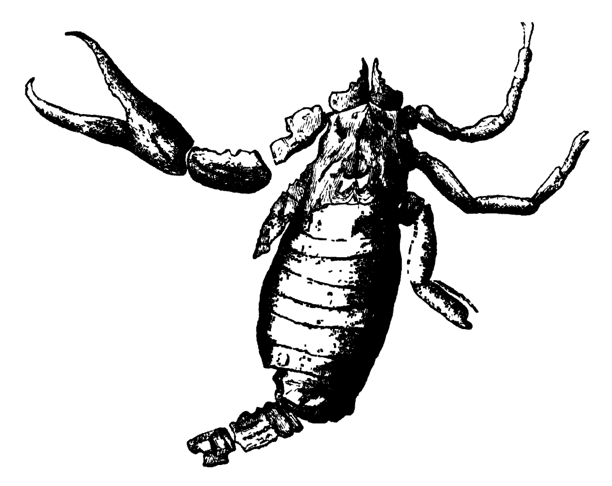


Fig. 182. — *Cyclophthalmus senior* Corda, Houiller de Bohême (Fritsch).

les plus grandes analogies ; le nombre des segments et des appendices est le même ; il existe aussi des *peignes* sur le premier segment abdominal, et à l'extrémité du corps est un aiguillon venimeux renflé sur son trajet en vésicule. Les différences entre les Palæoscorpionides et les Néoscorpionides sont toutes de détail : les premiers ont le bord antérieur du céphalothorax plus allongé en avant ; le rachis du peigne est composé de 4 plaques au lieu de 3. Il est intéressant de constater que les Scorpions du Silurien d'Europe appartiennent à une famille spéciale (Palæophonidés), distincte de celle qui comprend les Scorpions du Silurien d'Amérique et du Carbonifère des deux continents (Eoscor-

PIONIDÉS). A la première famille, appartient le genre *Palæophonus* Thorell et Lindström, découvert simultanément dans le Silurien de Gotland et celui de l'Écosse : il a des palpes maxillaires différenciés en fortes pinces; les pattes sont terminées en pointe; on a retrouvé les stigmates trachéens et le dard venimeux. A la seconde appartiennent *Proscorpius Osborni* Whitf. (Silurien de New-Jhork), *Cyclophthalmus senior* Corda, Houiller de Bohême (fig. 182).

Les *Néoscorpionides* ne sont représentés à l'état fossile que par un Buthoïde de l'Ambre (*Tityus eogenus* Menge).

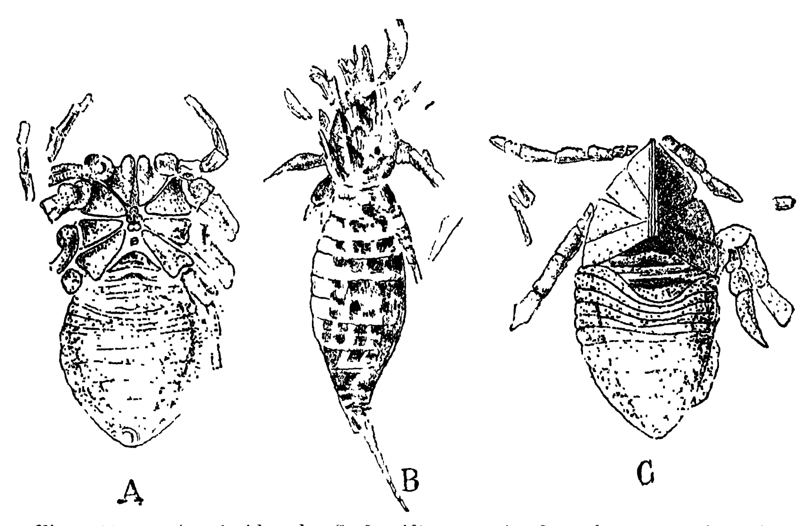


Fig. 183. — Arachnides du Carbonifère. — A, *Geraphrynus carbonarius* Scudd. (Mazon-Creek, Illinois); B, *Geralinura carbonaria* Scudd. (Mazon-Creek); C, *Anthracomartus trilobitus* Scudd. (Fayetteville, Arkansas) (SCUDDER).

Le second terme de la série est formé par l'ordre des **PÉDIPALPES**, où l'abdomen est encore nettement segmenté : chez les TÉLYPHONIDÉS existe un post-abdomen formé de 3 anneaux très étroits, prolongés par un long appendice filiforme articulé. Ce groupe est représenté dans le Carbonifère par *Geralinura* Scudd (fig. 183, B). Les PHRYNIDÉS qui n'ont pas de post-abdomen datent du Tertiaire. Les deux familles présentent comme caractère commun la transformation de la première paire de pattes en longs filaments antenniformes.

Les **ANTHRACOMARTI** sont un ordre éteint d'Arachnides exclusivement carbonifères, dont le céphalothorax et l'abdomen sont segmentés, et présentent entre eux des rapports de gran-

deur très variables. Les palpes sont peu allongés. Les formes principales sont :

Arthrolycosa Harger. Céphalothorax très grand, arrondi, abdomen à 7 segments.

Geraphrynus Scudd. Céphalothorax en forme de rosette à la face ventrale, 6 segments abdominaux (fig. 183, A).

Anthracomartus Karsch. Céphalothorax quadrangulaire, plus petit que l'abdomen, qui a 7 segments (fig. 183, C).

Eophrynus Geinitz (fig. 184). Céphalothorax triangulaire, plus

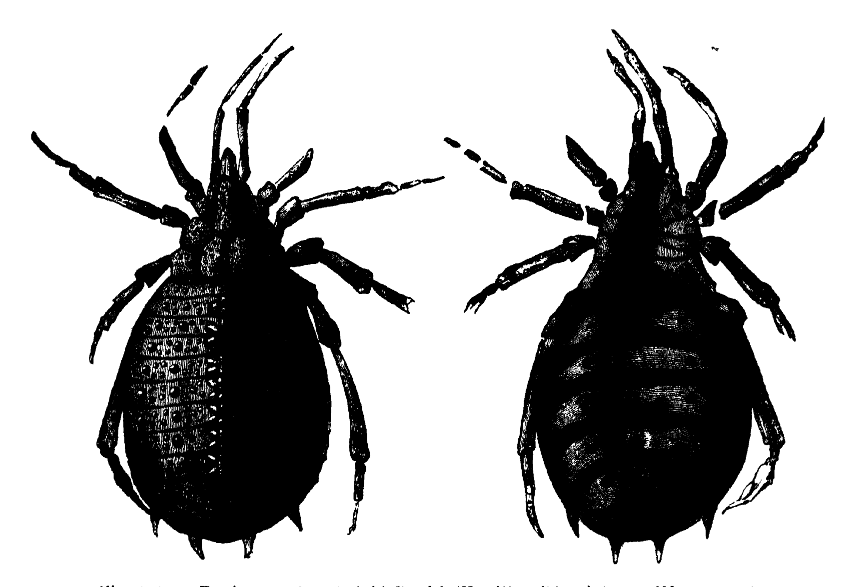


Fig. 184. — *Eophrynus Prestwichii* Buckl. (Houiller d'Angleterre (WOODWARD).

de 2 fois plus petit que l'abdomen; celui-ci a 9 segments ornés de tubercules et de 2 paires d'épines latérales.

Les **PSEUDOSCORPIONIDES** ont une grande analogie avec les *Anthracomarti* : ils en diffèrent par le nombre plus grand des segments abdominaux (9 à 10) et surtout par la grandeur des palpes maxillaires transformés en fortes pinces. 4 genres actuellement vivants sont été retrouvés dans l'Ambre (fig. 185).

Les **ARANÉIDES**, dont le céphalothorax et l'abdomen, nettement séparés par un fort étranglement, ne présentent aucune segmentation extérieure, et dont les palpes maxillaires sont filiformes, constituent un groupe très ancien qui dérive nettement des *Anthracomarti*. La segmentation de l'abdomen se voit encore un peu chez le genre *Protolycosa* Röm. du Carbonifère :

P. anthracophila a même des épines abdominales comme *Eophrynus*.

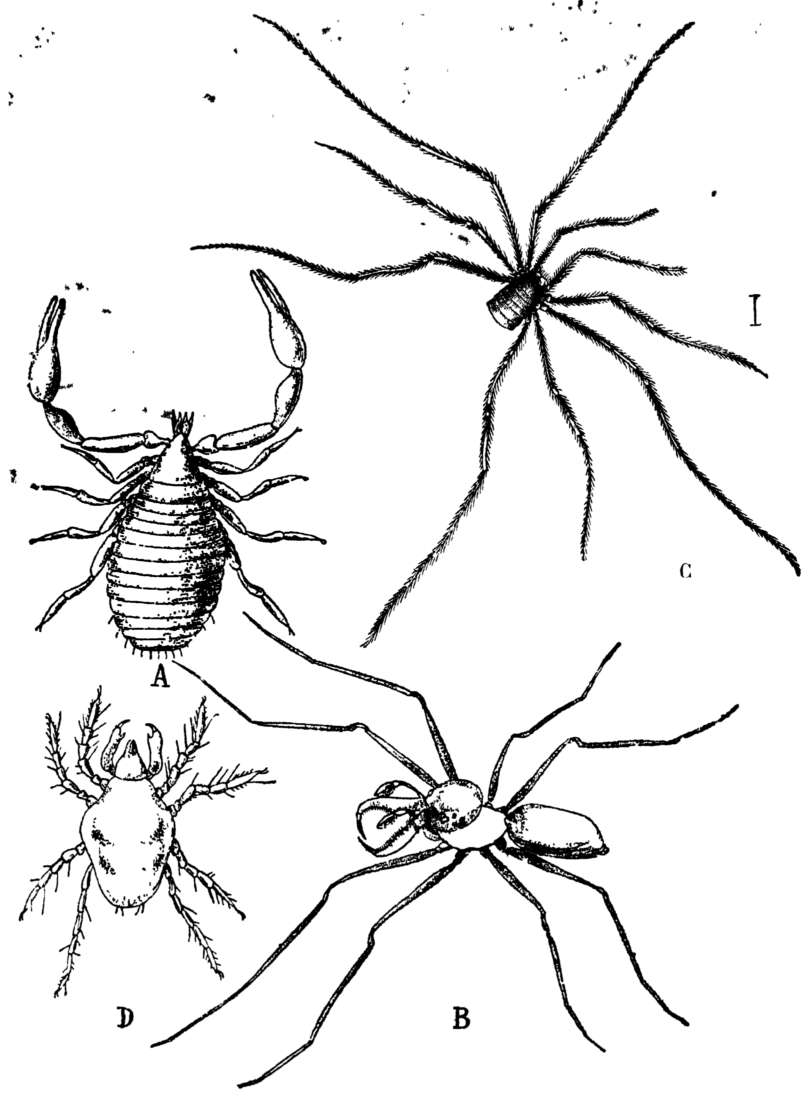


Fig. 185. — Arachnides de l'Ambre. — A, *Chelifer Kleemani* K. et B. (Pseudoscorpionide); B, *Archæa paradoxa* K. et B. (Aranéide); C, *Nemastoma denticulatum* K. et B. (Opilionide); D, *Cheyletus portentosus* K. et B. (Acarien) (Koch et Berendt).

Après le Carbonifère il faut arriver jusqu'à l'Oligocène pour retrouver des Araignées. L'Ambre des provinces Baltiques, les

Calcaires lacustres d'Aix, de Florissant, d'Œningen, ont fourni un grand nombre d'Araignées appartenant à toutes les familles actuellement vivantes. Les Araignées de l'Ambre en particulier se présentent dans un état de conservation étonnant : tous les détails sont visibles aussi bien que sur des formes vivantes. Ce sont les mêmes formations qui ont permis de retrouver à l'état fossile les **PHALANGIDES**, caractérisés par la coalescence du céphalothorax et de l'abdomen, et par la longueur des pattes. Ces formes sont très voisines des formes actuelles (fig. 185, C).

Les **ACARIENS**, où le corps n'est plus divisé en régions ni segments, se trouvent aussi dans l'Ambre : ce sont tous des formes semblables aux types actuels, comme les *Trombididés*, Acariens libres terrestres, et aussi des parasites, des *Acarus*, des *Gamasidés*, etc. (fig. 185, D).

De tout ce qui précède, il résulte qu'il serait illusoire de chercher à établir l'enchaînement des Arachnides par les seules données de la Paléontologie.

Ces animaux ne se retrouvent à l'état fossile que dans un très petit nombre de dépôts, et une lacune immense subsiste entre les gisements carbonifères et ceux de l'Oligocène. Néanmoins il est intéressant de constater que les Scorpionides à long post-abdomen se rencontrent avant tous les autres ordres, et que les formes où la concentration est poussée très loin font défaut dans les dépôts paléozoïques.

La Paléontologie confirme donc, dans une certaine mesure, les données de l'Anatomie comparée. Elle ne contredit pas l'hypothèse très probable d'une évolution caractérisée par la concentration des organes à la partie antérieure du corps, par la disparition des segments postérieurs et la coalescence de ceux qui subsistent.

L'origine des Arachnides doit etre recherchée dans les formes marines qui en sont le plus voisines, c'est-à-dire dans le groupe des Gigantostracés. Le genre vivant *Limulus* a de nombreux caractères anatomiques communs avec les Arachnides ; mais les genres paléozoïques de la famille des Euryptéridés ont des caractères plus nettement intermédiaires entre les Crustacés et les Arachnides. Celles-ci dérivent donc vraisemblablement d'un groupe éteint de Crustacés, par la régularisation du nombre des segments, la spécialisation des appendices, et surtout par l'adaptation à la vie terrestre réalisée par la production de trachées.

2e Classe. — MYRIAPODES (1).

Trachéates dépourvus d'ailes. Corps formé d'un grand nombre de segments, dont chacun porte une ou deux paires de pattes.

Les Myriapodes actuels se répartissent dans deux ordres principaux :

Chez les *Chilopodes*, tous les segments qui suivent la tête sont pourvus d'une seule paire d'appendices; il n'en est pas ainsi chez les *Diplopodes :* après la tête, viennent 3 segments (rarement 5 ou 6) qui ne portent qu'une paire d'appendices; tous ceux qui suivent en ont deux paires; à chacun de ces derniers correspondent sur la face dorsale un anneau unique, et sur la face ventrale deux anneaux dont chacun porte une des deux paires d'appendices.

On fait aussi deux ordres spéciaux pour deux familles, celle des *Scolopendrellidés* et celle des *Pauropodes*. Ce sont les plus simples des Myriapodes. Il n'y a qu'une paire de pattes par segment; le nombre des segments chez les Pauropodes est égal à 10, sans compter la tête. La constitution des appendices buccaux montre que ce sont les Myriapodes les moins éloignés des Insectes. En particulier la larve de *Pauropus* ressemble tout à fait à une larve d'insecte. Ces animaux, de très petite taille, ne sont malheureusement pas connus à l'état fossile.

Nous allons comparer, d'après Scudder, les données de l'Ontogénie et de la Paléontologie relatives aux rapports de ces deux groupes et à l'origine du groupe entier.

Le développement ontogénique donne des résultats intéressants relativement à l'interprétation de ces formes; il montre aussi comment sont constituées les régions du corps. Dans les deux groupes existent des formes larvaires où les segments sont moins nombreux que chez l'adulte. La tête apparaît nettement comme produite par la coalescence de 3 segments; elle porte 3 paires d'appendices (antennes, mandibules, mâchoires). Puis vient une région formée aussi de 3 segments, qui correspond exactement au *thorax* des Insectes : dans les deux groupes, à l'état larvaire, chaque anneau porte une seule paire d'appendices. Puis vient l'abdomen : chez les Chilopodes, les anneaux qui le constituent sont plus ou moins nombreux, et possèdent déjà les pattes qui subsisteront; l'abdomen des Diplopodes est au contraire complètement dépourvu d'appendices.

Dans le cours du développement, le thorax deviendra moins nettement distinct; les appendices thoraciques se dirigent en avant, et dans les deux ordres, deviennent des appendices accessoires de la mastication; chez les Chilopodes ils se transforment même en palpes, pattes-mâchoires, pattes ravisseuses. Enfin chez les Chilognathes, les segments abdominaux, d'abord dépourvus d'appendices, en acquièrent chacun deux paires.

Cet exposé était nécessaire, parce qu'il semble donner des indications précises sur l'évolution des Myriapodes. L'analogie des larves de Chilognathes avec un grand nombre de larves d'insectes semble évidente. Il semble indiqué de plus que chaque segment abdominal acquiert secondairement soit 1, soit 2 paires d'appendices, et qu'un segment de Chilognathe ne peut être constitué par la soudure de 2 des segments d'un Chilopode.

La Paléontologie donne, suivant Scudder, des résultats diamétralement opposés et non moins intéressants.

(1) Scudder, *Myriopoda*. Dans Zittel, *Traité de Paléontologie*, vol. II.

Les Myriapodes paléozoïques, dont on connaît 34 à 38 espèces, appartiennent à deux ordres complètement distincts des groupes actuels, et chacun de ces ordres peut être considéré comme la forme ancestrale d'un de ces derniers. Une première différence fondamentale consiste en ce que la tête est formée d'un seul anneau inarticulé. Tous les segments qui suivent sont semblables entre eux, et, à ce point de vue, ces formes primaires rappellent les larves de Chilopodes. Le premier ordre, celui des **PROTOSYNGNATHES**, correspond aux Chilopodes; chaque segment n'a qu'une seule paire d'appendices; dans le deuxième ordre (**ARCHIPOLYPODES**), qui est le prototype des Diplopodes, il y a 2 paires d'appendices sur tous les segments, sauf sur le segment céphalique. On voit que dans les deux cas la distinction entre le thorax et l'abdomen ne peut être retrouvée. Les segments des Archipolypodes sont, comme ceux des Diplopodes, divisés sur la face ventrale en deux anneaux, pourvus chacun d'une paire d'appendices; mais de plus cette division se voit aussi sur la face dorsale; chacun des boucliers dorsaux présente une portion antérieure, plus large et plus élevée, et une portion postérieure, étroite et déprimée. Toutes les transitions existent d'ailleurs entre les cas où ces deux anneaux dorsaux sont presque égaux et ceux où l'anneau postérieur est presque indis-

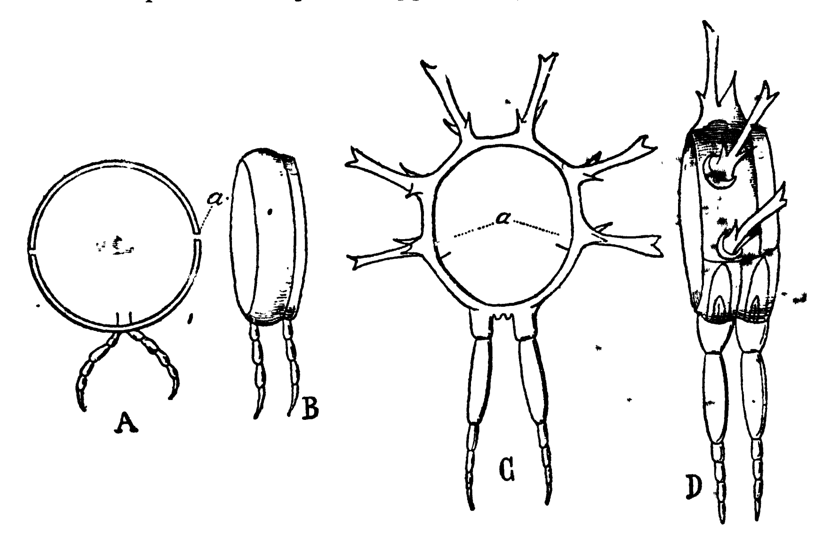


Fig. 186. — Schémas des segments de Myriapodes. — A, coupe d'un segment de Diplopode actuel; B, vue latérale d'un segment de Diplopode; C, coupe d'un segment d'Archipolypode, Carbonifère; D, vue latérale; *a*, séparation des plaques dorsales et ventrales (SCUDDER).

tinct et soudé à l'anneau antérieur (*Pauropus*). La série que l'on peut établir montre nettement que chaque anneau d'un *Archipolypode* correspond à *un* segment entier d'un des autres

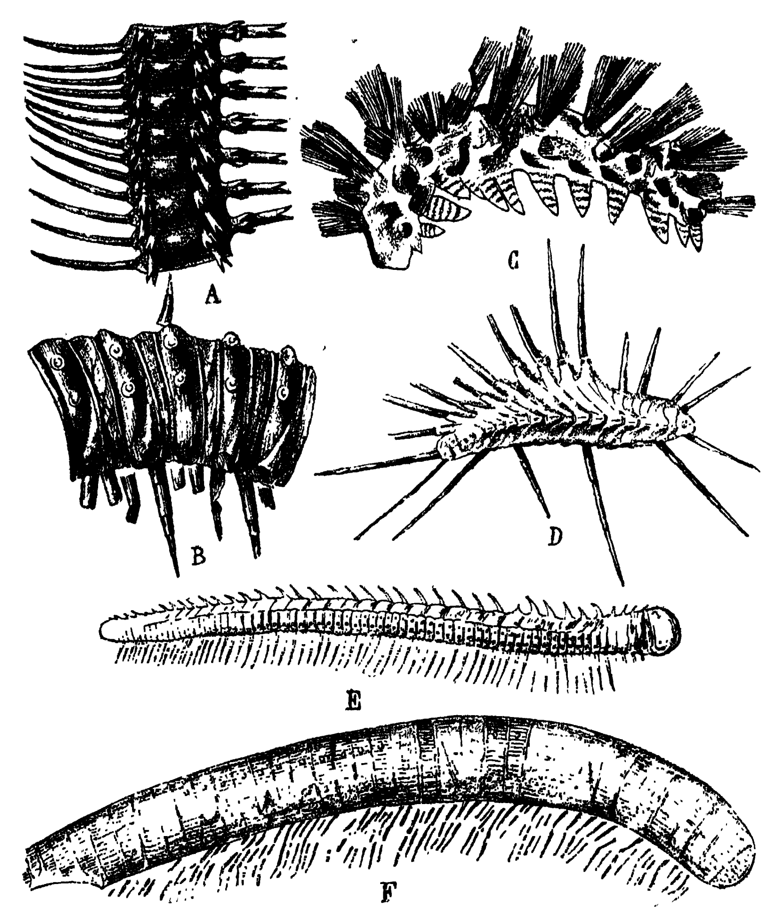


Fig. 187. — Myriapodes du Carbonifère de Mazon-Creek (Illinois). — A, *Acantherpestes major* M. et W. Restauration ; B, le même ; C, *Palæocampa anthrax* M. et W. ; D, *Latzelia primordialis* Scudd. ; E, *Euphoberia armigera* M. et W. ; F, *Xylobius mazonus* Scudd. — A, C, D, F, d'après SCUDDER ; B, E, d'après MEEK et WORTHEN. Tous les échantillons sont grossis de 2 à 3 fois.

groupes : l'étude de la disposition des stigmates trachéens chez les formes actuelles conduit d'ailleurs au même résultat.

On voit que les ancêtres des Myriapodes ne présentaient aucune analogie avec des larves d'insectes, et ne possèdent pas de

régions du corps délimitées. Ils ont une analogie frappante (surtout les Protosyngnathes) avec les Prototachéates actuels

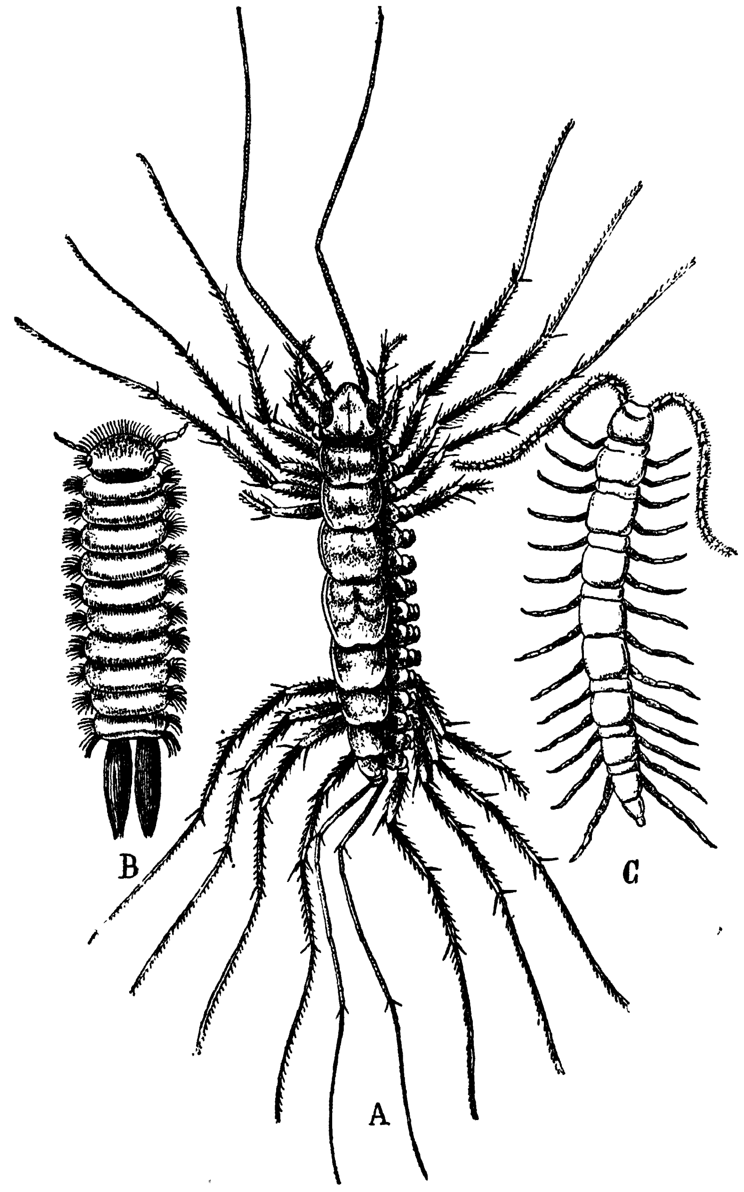


Fig. 188. — Myriapodes de l'Ambre. — A, *Cermatia Illigeri* K. et B.; B, *Polyxenus conformis* K. et B.; C, *Lithobius longicornis* K. et B. (très grossis), (KOCH et BERENDT).

(*Peripatus*) dont les rapproche encore la forme des appendices, courts, coniques, terminés par de petites griffes (*Palæocampa, Archiulus*).

L'ordre des **PROTOSYNGNATHES** ne comprend jusqu'ici qu'une seule espèce. *Palæocampa anthrax* Meek et W., du Carbonifère de l'Illinois, est composé de 10 segments ; chacun d'eux porte, outre une paire ventrale d'appendices coniques articulés, 4 touffes de soies longues et rigides extrêmement fines.

Les **CHILOPODES** fossiles proviennent tous des dépôts tertiaires. Ils sont presque identiques aux formes actuelles (*Lithobius*, *Scolopendra*, *Geophilus*). La plupart se trouvent dans l'Ambre.

Les **ARCHIPOLYPODES** comprennent au moins 33 espèces, du Dévonien et du Carbonifère.

Archidesmus Peach est pourvu d'appendices latéraux foliaires qui rappellent des branchies trachéennes de certaines larves d'insectes (Dévonien).

Acantherpestes M. et W. et *Euphoberia* M. et W. possèdent aussi des appendices branchiaux foliacés, et de plus des trachées reconnaissables à leurs stigmates (Carbonifère).

Enfin, *Archiulus* Scudd. rappelle davantage les Chilopodes actuels, mais le corps est couvert de papilles. *Xylobius* Daws. (Houiller) est orné de stries longitudinales.

DIPLOPODES. — Les genres *Glomeris*, *Polyxenus*, *Julus* se rencontrent dans l'Ambre; quelques autres formes se trouvent dans le Crétacé du Groenland, à Aix, etc.

3e Classe. — INSECTES.

Arthropodes trachéates pourvus à l'état adulte de 3 paires de pattes et en général de 2 paires d'ailes. Corps divisé en 3 régions (tête, thorax et abdomen).

§ 1. — Morphologie.

Parties du corps. — Les segments qui composent la *tête* des Insectes sont si intimement soudés que leur nombre ne peut être déterminé que par le nombre des appendices. Les yeux et les antennes ne sont pas des appendices, au sens morphologique du mot, et leur présence ne prouve pas l'existence de segments distincts. Il en est autrement des appendices buccaux, situés à la face ventrale de la tête, et dont le nombre et la position sont constants; les appendices de la 1re et de ceux de la 4e paire sont soudés sur la ligne médiane de manière à former deux organes impairs où l'on reconnaît en général facilement la dualité primitive. Les pièces ainsi formées sont la lèvre supérieure, au-dessus de la bouche, la lèvre inférieure au-dessous ; sur les côtés sont 2 paires de pièces, les mandibules et les mâchoires. Les modifications de ces pièces sont très étendues, et en relation directe avec le régime alimentaire de l'animal; elles ont par suite une importance fondamentale pour la classification.

Le *thorax* se compose de 3 segments soudés mais nettement distincts (*prothorax*, *mésothorax* et *métathorax*). Chacun d'eux porte une paire de pattes locomotrices.

Les *ailes* sont des appendices du méso- et du métathorax. Elles sont constituées par une double membrane chitineuse très mince, dont les deux lames sont accolées sur presque toute leur étendue; elles sont soutenues par des filets chitineux appelés *nervures*. Ce sont des tubes creux dont l'axe est occupé, quand la nervure est grosse, par un canal aérien ou *trachée*. La disposition de ces nervures présente dans les divers ordres une constance assez grande pour pouvoir être utilisée dans la classification. D'autre part, à cause de leur grande résistance, elles laissent des empreintes dans les dépôts géologiques, de sorte que les ailes sont les organes des Insectes les plus fréquemment conservés.

L'*abdomen* des Insectes se compose de 9 à 11 anneaux, libres et dépourvus d'appendices locomoteurs. Il n'y a exception, pour les formes adultes, que chez les *Thysanoures*, qui constituent le groupe le plus inférieur de la classe. Les 2 ou 3 derniers anneaux peuvent porter des appendices différenciés en vue de l'accouplement ou de la ponte.

Développement. — Les Insectes étant pourvus pendant toute leur vie d'une enveloppe chitineuse rigide, ne peuvent s'accroître que par suite de mues. Si à chaque mue l'animal ne change pas de forme mais seulement de taille, le développement est direct et il n'y a pas de métamorphoses. C'est le cas des Insectes aptères (*Ametabola*). Souvent au contraire l'Insecte se modifie plus ou moins profondément à chaque mue; c'est ce qui arrive pour tous les Insectes pourvus d'ailes. Le développement se fait alors par métamorphoses. Les métamorphoses sont *incomplètes*, si le jeune animal, d'abord très différent de l'adulte, se rapproche graduellement de la forme définitive dans les mues successives (*Hemimetabola*). C'est le cas des Orthoptères, des Hémiptères. Enfin, dans d'autres cas, la larve présente une grande dissemblance avec l'adulte; elle peut même être dépourvue de tête (Muscides, Hyménoptères), ou bien elle mène un genre de vie très différent de celui de l'adulte (Coléoptères, Lépidoptères, etc.). Dans ce cas, avant de se transformer en insecte parfait, la larve traverse une dernière phase (nymphe ou chrysalide), où elle devient immobile, et où les tissus subissent des transformations profondes. C'est le cas des *Holometabola*, ou insectes à métamorphoses complètes, qui sont les Névroptères, les Coléoptères, les Lépidoptères, les Hyménoptères et les Diptères.

Les Insectes fossiles actuellement connus ne semblent pas

avoir eu un mode de développement différent de celui des Insectes actuels appartenant respectivement aux mêmes ordres.

Morphologie comparée des ailes. — Il règne dans les écrits des entomologistes une confusion incroyable au sujet des dénominations applicables aux nervures des ailes dans les divers ordres. Depuis longtemps cependant, Jacquelin du Val et Migneaux ont montré qu'il était possible d'établir l'homologie des nervures principales, et Heer a prouvé aussi que chez les vivants et les fossiles, ces nervures étaient typiquement au nombre de 6. L'étude des formes paléozoïques a confirmé pleinement ces vues.

Nous croyons utile de donner quelques indications sur ce sujet négligé en général dans les ouvrages classiques. La nomenclature adoptée est celle de Heer. Nous nous occuperons principalement de l'aile antérieure, qui conserve le mieux les caractères essentiels, l'autre subissant souvent des réductions plus grandes.

Il existe normalement dans l'aile d'un Insecte 6 nervures principales partant toutes de l'insertion de l'aile sur le thorax (*base* de l'aile). On trouve d'abord (fig. 189) une nervure *marginale* (I) qui fait le tour complet de l'aile. Chez les Insectes actuels, elle n'existe que le long du bord antérieur. Puis viennent successivement, d'avant en arrière, les nervures *médiastinale* (II), *scapulaire* (III), *externomédiane* (IV), *internomédiane* (V), et *anale* ou *suturale* (VI). Les nervures médiastinales et scapulaires se terminent au bord antérieur de l'aile, et envoient des branches en avant ; la nervure externomédiane se termine au sommet et envoie des branches indifféremment des deux côtés ; les nervures internomédiane et anale se terminent au bord postérieur et envoient des branches en arrière.

Les 6 nervures principales délimitent entre elles des espaces appelés cellules principales, au nombre de 5, dénommées cellules mediastinale (1), scapulaire (2), externomédiane (3), internomédiane (4), anale (5). Entre la nervure VI et le bord postérieur de l'aile existe de plus une aire sous-anale (6).

L'Insecte le plus ancien que l'on connaisse, *Palæoblattina Douvillei*, Brongn. (fig. 189, A) provient du Silurien moyen de Jurques près May (Calvados). Il n'est représenté que par une aile isolée. La nervation de cette aile est tellement simple qu'il est impossible de la rapporter à l'un des types connus, vivants ou fossiles ; mais il est intéressant de constater qu'elle présente précisément 6 nervures principales, et que 5 d'entre elles sont parallèles ; quoique l'orientation ne puisse se faire avec certitude, il est tout à fait probable que ce sont les 5 premières. L'externomédiane présente une bifurcation tout près de son sommet ; l'internomédiane envoie du côté anal des branches qui sont subparallèles à celles de la nervure anale.

Les **Orthoptères** du Carbonifère sont les formes les plus voisines du type primitif. Ils diffèrent de *Palæoblattina* par le grand nombre de ramifications des nervures principales. Ces branches rayonnent en éventail et vont toutes atteindre le bord de l'aile, caractère qui persiste chez les Blattes actuelles. L'aire anale est peu développée ; l'aire médiastinale est caractérisée par de nombreuses nervures, tantôt issues de la médiastinale (*Blattinariés*), tantôt partant isolément de la base de l'aile (*Mylacridés*) (fig. 189, B). Un fait important à constater, c'est que dans quelques types de *Blattinariés* (*Archimylacris*), une branche transversale née de la nervure externomédiane (IV) va rejoindre l'internomédiane et coupe ainsi le champ médian. Nous verrons plus loin l'importance de ce fait.

Les Orthoptères actuels sont encore très peu éloignés du type primitif, et les Blattidés, en particulier, rappellent de très près leurs ancêtres du Carbonifère. Comme eux, ils présentent de nombreuses nervures en éventail ; le champ médiastinal est large et traversé de nombreuses nervures obliques, et le champ médian est linéaire et non interrompu. Mais les nervures médiastinale et scapulaire sont soudées, de sorte que les branches naissent à droite

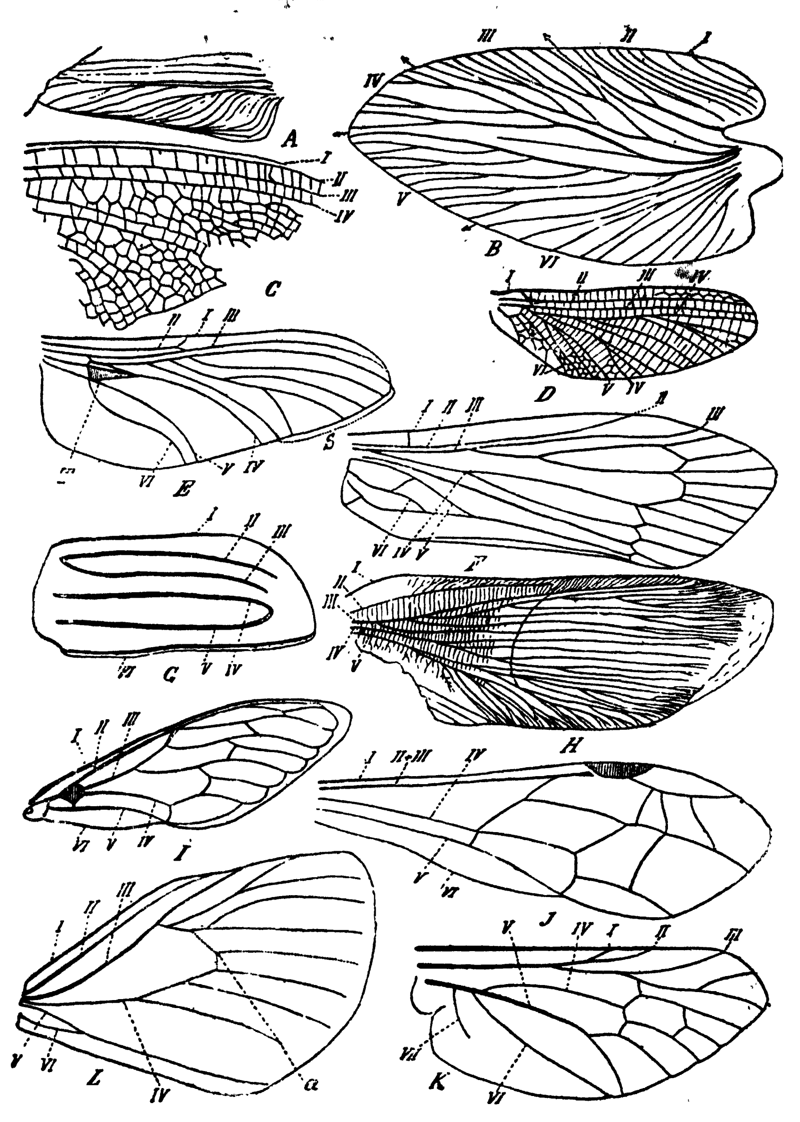


Fig. 189. — Schéma des ailes antérieures dans les divers ordres d'Insectes. — A, *Palæoblattina Douvillei* Brongn. Ordovicien (Brongniart) ; B, *Mylacris antracophila* Scudd. Carbonifère (Orthoptéroïde), (Scudder) ; C, *Platephemera antiqua* Scudd. Dévonien (Nevroptéroïde), (Scudder) ; D, *Palingenia macrops* Hagen, Ambre (Éphéméride, Pseudonévroptère), (Germar et Berendt) ; E, *Œschna* (Pseudonévroptère), (d'après Heer) ; F, *Phryganea* (Névroptère), (Leunis) ; G, *Melolontha* (Coléoptère), (Heer) ; H, *Fulgorina Ebersi* Dohrn. Permien, (Dohrn) ; I, *Cicada* (Homoptère), (Leunis) ; J, *Mellinus arvensis* (Hyménoptère), (Leunis) ; K, Tabanide (Diptère), (Leunis) ; L, (Lépidoptère), (Leunis).

et à gauche d'un tronc commun ; d'autre part, l'aire anale prend un développement inconnu jusqu'alors, ce dernier caractère se retrouve plus accentué encore dans les autres familles d'Orthoptères, où cette partie de l'aile peut se plisser en éventail ; les premières nervures (I. II, III, IV) se rapprochent au contraire du bord supérieur.

Parmi les **Pseudonévroptères**, les *Éphémérides* ne sont pas très éloignées du type ancien. Les 4 premières nervures sont parallèles et rapprochées du bord et la majeure partie de l'aile est occupée par les aires externomédiane et internomédiane ; l'aire anale est bien moins développée que chez les Orthoptères et ne peut se replier. Les Termites sont remarquables par le petit nombre et la simplicité de leurs nervures. De nombreux types paléozoïques sont très voisins des précédents et établissent des transitions entre eux et les Orthoptères de la même époque.

Le type se différencie davantage chez les autres Pseudonévroptères (fig. 189, D) et se complique beaucoup chez l'adulte. Pour arriver à établir les homologies il faut s'adresser à des larves simples comme la larve d'*Œschna*, ou bien aux Perlidés, dont le type adulte se rapproche beaucoup du type transitoire des Œschnes.

La médiastinale II, très rapprochée de la marginale I, n'arrive pas jusqu'au bord de l'aile ; elle se bifurque brusquement et va rejoindre I et III. Entre III et IV apparaît une nervure *transverse* brisée à angle droit, et qui n'est, comme le prouve son développement, qu'un rameau de la scapulaire.

Du sommet de cet angle partent deux nervures. La branche supérieure se ramifie plusieurs fois et détermine une large aire triangulaire, occupant le sommet de l'aile et appelée *secteur*. L'autre branche, très courte, va rejoindre bientôt la nervure IV.

L'externomédiane est liée à l'internomédiane par deux traverses, formant un triangle rectangle. Ce *triangle*, très marqué, a une disposition caractéristique des genres. L'internomédiane se confond à l'origine avec l'anale. Le triangle et le secteur deviennent les éléments les plus importants chez les Libellules adultes (fig. 194), et ce fait semble éloigner la nervation de ces animaux du type primitif. Les *Protoperlidés* et d'autres formes carbonifères font à cet égard la transition.

Les **Névroptères** proprement dits se partagent, au point de vue de la nervation, en plusieurs groupes : les *Myrmeleonides* (*Ascalaphus*, *Myrmeleon*), sont voisins des types précédents : II et III ne vont pas jusqu'au bord de l'aile et aboutissent à un épaississement corné (*ptérosigma*). Il y a une traverse anguleuse et un secteur.

Chez les *Phryganides*, ces caractères font défaut ; les ramifications sont moins nombreuses ; il n'y a ni secteur, ni triangle : mais les branches terminales s'ajustent de manière à produire une série continue de grandes cellules apicales triangulaires (fig. 189 F).

Heer a réussi à ramener l'élytre des **Coléoptères** au type général. Il a observé qu'on retrouve typiquement les 6 nervures fondamentales, généralement indivises et parcourues par un canal. Les aires comprises entre ces nervures présentent en général chacune 2 sillons ou 2 lignes de points, ce qui fait 10 sillons dans le cas normal. Ce fait est d'un grand secours pour l'étude morphologique des élytres des fossiles. Parfois les nervures II et III disparaissent, ou bien encore II ou IV présentent une ramification. On voit que l'élytre des Coléoptères a gardé d'une manière remarquable la simplicité du type ancestral idéal (fig. 189, G).

L'aile des **Hémiptères** dérive d'un type ancien réalisé chez *Fulgorina*, du Carbonifère. Ce genre est remarquable par l'importance des aires scapulaires et internomédiane, parcourues par de nombreuses nervures subparallèles. III aboutit et II est très rapproché du bord antérieur ; le champ anal est très réduit. Ces caractères s'exagèrent chez les *Homoptères*, où I et II sont presque confondus en une lame épaissie ; III est arqué et donne naissance à 3 nervures, parallèles à 5, et l'ensemble détermine de grandes cellules apicales à bords parallèles ; VI forme le bord inférieur de l'aile.

L'aile des ***Lépidoptères*** est caractérisée par l'existence d'une large cellule basilaire (discoïdale) comprise entre III et IV et d'où partent de grandes nervures allongées allant jusqu'au bord de l'aile. Dans les papillons crépusculaires, on voit bien que ces cellules sont bordées par les prolongements des branches des nervures primitives; celles-ci sont subparallèles et III et IV sont réunies par une simple traverse qui peut manquer dans quelques cas.

La nervation des ***Diptères*** est extrêmement variable, et présente les degrés de réduction les plus variés. Dans les cas les plus typiques, elle se déduit assez facilement de celle des Pseudonévroptères, et en particulier des Ascalaphes. Les nervures II et III sont soudées à leur origine et vont atteindre I avant le sommet de l'aile. De même IV, V et VI, déjà très rapprochées chez les Pseudonévroptères, partent aussi d'un tronc commun. Des traverses anguleuses, analogues à celles que nous avons trouvées précédemment, s'établissent entre III, IV, V, et parfois entre leurs branches; ainsi s'établissent des cellules apicales quadrangulaires caractéristiques. Parfois existe aussi une nervure axillaire VII supplémentaire.

Les ***Hyménoptères*** marquent une réduction très grande dans les troncs principaux. Il y a 5 nervures principales au maximum; II et III, soudés dans toute leur longueur, vont aboutir à un espace corné appelé *carpe*. IV est coudé et aboutit à III avant le carpe. Les branches de IV forment de larges cellules qui occupent la majeure partie de l'aile. La nervation rappelle un peu au premier abord celle des Homoptères, mais il y a une nervure de moins et les cellules sont plus larges et beaucoup plus irrégulières. La nervation du plus ancien Hyménoptère connu (*Palæomyrmex*, du Lias de Schambelen) est assez différente du type général et ne peut être rapportée avec certitude à aucune famille.

§ 2. — **Classification** (1).

Les Insectes des temps secondaires et tertiaires sont tellement analogues à ceux qui vivent actuellement, qu'on ne connaît aucune forme de fossile de ces périodes qui ne puisse être rapporté à une famille actuellement vivante. Il n'en est pas de même pour ce qui concerne les insectes paléozoïques. Ces derniers étaient beaucoup moins différents les uns des autres qu'ils ne le sont devenus à l'époque du Trias et ils ne sont identiques à aucune des formes qui ont persisté depuis cette époque. Ce fait a conduit Scudder à réunir toutes les formes des temps primaires en un seul ordre qu'il oppose à l'ensemble des autres ordres habituellement admis. Cet ordre des ***Paléodictyoptères*** est un groupe synthétique, qui comprend des formes ayant des relations entre elles, et aussi avec chacun des 4 ordres des Orthoptères, des Névroptères, des Hémiptères et des Coléoptères.

L'étude de documents qui manquaient à Scudder ont amené Ch. Brongniart à penser qu'à l'époque carbonifère tout au moins, la différenciation des formes était plus avancée que ne le supposait Scudder; ainsi les *Orthoptéroïdes* de cet auteur seraient de véritables Orthoptères pouvant être comparés aux diverses familles actuelles; de même pour les autres groupes. Le fait avancé par Scudder n'est d'ailleurs pas mis en doute, dans son ensemble, et la discussion ne peut porter que sur une question de degré. Nous suivrons ici l'opinion de Ch. Brongniart comme plus commode pour l'exposition (1).

1er Ordre. — THYSANOURES.

Insectes aptères, d'organisation très simple, pourvus parfois de rudiments de pattes abdominales.

(1) Brongniart, art. INSECTES, dans l'*Annuaire géol. de Dagincourt*, 1885-1888. — *Bull. Soc. des amis des sc. naturelles de Rouen*, 1885. — Scudder, *loc. cit.*

Les Thysanoures, les plus inférieurs des Insectes, et probablement les plus rapprochés du type primitif par l'ensemble de leur organisation, ont été retrouvés par Ch. Brongniart dans le Houiller de Commentry. Les pattes, les antennes, les filaments terminaux et une partie des pièces buccales sont visibles dans plusieurs échantillons. Les formes en question (*Dasyleptus Lucasi* Br.) sont très voisines des *Lepisma* et des *Machilis* actuels, mais elles n'ont qu'un filament caudal.

D'autres formes, rappelant très exactement les genres actuels, *Podura*, *Lepisma*, etc., ont été retrouvées dans l'Ambre et les Schistes de Florissant (Colorado), de l'Oligocène. Un type curieux est *Planocephalus* Scudd., genre éteint de Florissant, où la tête est presque complètement atrophiée.

2e Ordre. — ORTHOPTÈRES.

Insectes broyeurs, à prothorax mobile; ailes antérieures plus ou moins coriaces, les postérieures repliées longitudinalement en éventail. Les 5 nervures primaires, avec de nombreuses branches longitudinales se continuent jusqu'au bord de l'aile, et sont coupées par de petites nervules transversales.

Les Orthoptères paléozoïques présentent cet intérêt spécial, que beaucoup d'entre eux réunissent des caractères qui, à l'époque actuelle, définissent des familles distinctes. Il existait donc à l'époque houillère des types encore peu différenciés, d'où sont issues les formes actuelles. Néanmoins, dès cette époque, des séries distinctes peuvent être reconnues.

Une première série comprend les formes analogues aux Blattes. Ce sont des Insectes aplatis, disposés pour la marche, dont le prothorax se développe en un grand bouclier qui recouvre toute la tête et le thorax.

Les Blattes paléozoïques constituent la famille des Palæoblattariés qui comprend la très grande majorité des Insectes trouvés jusqu'ici dans les couches Paléozoïques. La différence la plus importante entre ces formes et les genres récents consiste en ce que les ailes antérieures et postérieures sont presque identiques chez les Paléozoïques. De plus, il existait chez les femelles à cette époque une longue tarière, analogue à l'oviscapte des Phasmidés et dont l'existence permet de penser que ces animaux pondaient des œufs isolés, au lieu de déposer sur le sol les œufs réunis dans une capsule ovigère.

Les Zoologistes considèrent les Orthoptères comme les formes les plus voisines des Thysanoures, ces derniers pouvant même

n'être qu'une forme régressive des Orthoptères. Les deux groupes étant déjà différenciés à l'époque Carbonifère, la Paléontologie n'apporte aucune preuve pour ou contre cette opinion.

La famille importante des Paléoblattariés se divise en deux groupes :

Chez les Blattinariés les branches de la nervure médiastinale

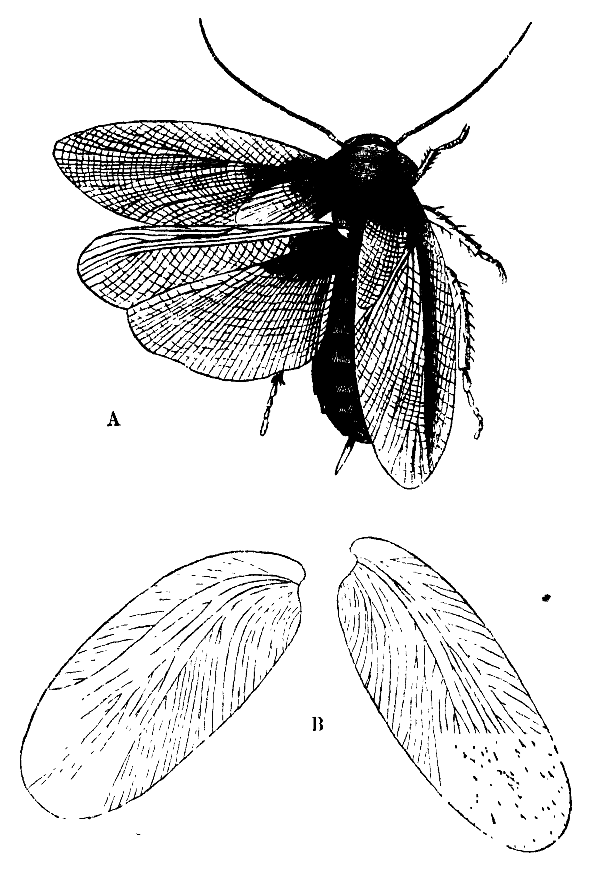


Fig. 190. — A, Blatte actuelle ; B, *Blatta abnormis* Gein. Permien de Saxe (Geinitz).

partent à intervalles réguliers d'un tronc commun ; le prothorax est arrondi en forme de bouclier. Ex. : *Etoblattina* Scudd. *Archimylacris*, Scudd. Carbonifère.

Chez les Mylacridés l'aire médiastinale est triangulaire ; les branches de la nervure médiastinale naissent d'un point commun à la base de l'aile ; enfin le prothorax est triangulaire,

élargi en avant. Ex. : *Mylacris* Scudd., *Promylacris* Scudd. (Carbonifère).

Au début de l'époque Mésozoïque il s'opère une transformation importante dans les caractères des Blattidés : les ailes postérieures deviennent plus grandes, et s'étendent surtout du côté anal; les ailes antérieures deviennent plus coriaces, les nervures secondaires sont plus nombreuses et plus épaisses. De plus, la fusion des nervures II et III à l'aile antérieure établit entre celle-ci et l'aile postérieure une différence importante. Les



Fig. 191. — *Protophasma Dumasii* Brongn. Houiller de Commentry (BRONGNIART).

formes triasiques présentent, à tous ces points de vue, les caractères de transition les plus nets (Scudder).

Une seconde série d'Orthoptères comprend les formes adaptées au saut et caractérisées par le grand développement des pattes postérieures. Brongniart a décrit plusieurs formes du Houiller de Commentry, où les pattes sont tout à fait analogues à celles des Locustides ou des Acridiens ; quelques-uns sont admirablement conservés : ainsi chez *Stenarocera* Brongn. on retrouve le corps entier avec les antennes. Ce genre et le genre *Caloneura* Br. atteignent une taille considérable (11 centimètres). Les ailes ont gardé leur coloration.

Les *Acridiens* proprement dits se trouvent dans les couches tertiaires et peut-être aussi dans le Lias. Les *Locustidés* ont des représentants admirablement conservés dans les Schistes de Solenhofen (*Locusta speciosa* Münst., *Phaneroptera Germari* Münst.). On les retrouve aussi dans les localités tertiaires habituelles.

Les PROTOPHASMIDÉS ressemblent beaucoup aux Phasmidés actuels par la longueur extrême du corps, due au développement de chacun des anneaux abdominaux. Les pattes sont adaptées à la marche. Mais la nervation des ailes est beaucoup plus simple que chez les Phasmidés; les deux ailes sont égales, transparentes et présentent un très petit nombre de nervures secondaires. Brongniart considère cette famille et celle qui va suivre comme formant un groupe intermédiaire entre les Orthoptères et les Névroptères, et crée pour cet ensemble l'ordre des *Neurorthoptères* (fig. 191).

Les Phasmidés actuels se distinguent par la réduction des ailes, surtout des ailes antérieures, qui peut être poussée jusqu'à leur suppression complète (*Bacillus*). Ces descendants très modifiés des Protophasmidés paléozoïques se trouvent très rarement à Florissant et dans l'Ambre.

Les PROTOMANTIDÉS sont intéressants à un point de vue tout spécial. Ils présentent au prothorax des expansions plus ou moins développées, parcourues par des nervures. Chez *Lithomantis Carbonaria* Wood., où cette particularité a été découverte par Woodward en 1876, il existe de chaque côté du prothorax une production cordiforme parcourue par des nervures qui rayonnent à partir des points d'attache et qui sont réunies par des nervules réticulées *Lithomantis Woodwardi* Br. a des expansions analogues, mais plus développées et dirigées en avant; malheureusement, sur l'échantillon unique étudié par Brongniart, ces productions ne sont pas entièrement conservées. Chez *Scudderia* Br. les appendices en question sont triangulaires et parcourus par 3 ou 4 nervures.

Il est à remarquer que les Mantidés, desquels Brongniart rapproche les formes en question, ont le prothorax dilaté, et chez *Idolum* en particulier, les lobes prothoraciques présentent une réticulation. Il est donc naturel, comme le font Woodward et Scudder, d'envisager les lobes des Paléomantidés comme de simples expansions prothoraciques. Cependant Ch. Brongniart observe que les lobes des Mantidés tels que *Blepharis* et *Idolum* s'insèrent sur toute la largeur du prothorax, au lieu d'être rattachés au corps par une courte étendue. Cet auteur compare les expansions des Paléomantidés aux ailes rudimentaires des

Phasmes, et déclare que leur nervation chez *L. Woodwardi* est analogue à celle des ailes mésothoraciques d'un Mantidé (*Eremiaphila Typhon* Lef.)

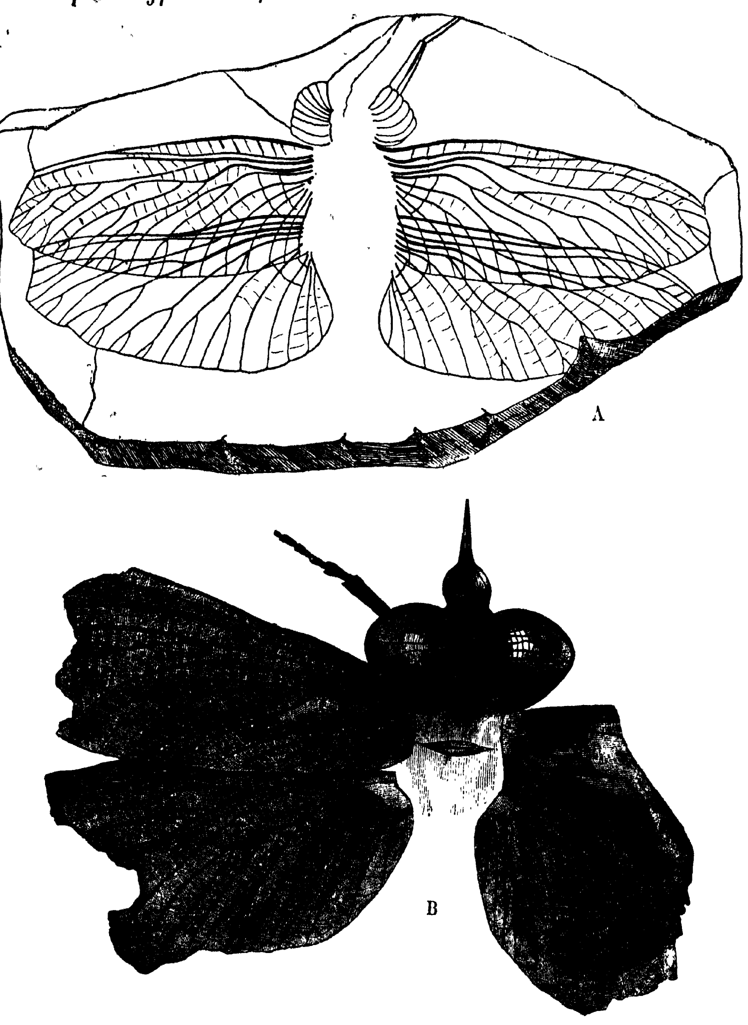


Fig. 192. — A, *Lithomantis Woodwardi* Brongn. Houiller de Commentry (Brongniart) ; B, *Lithomantis carbonaria* Woodw. Houiller d'Angleterre (Woodward).

Les pattes antérieures des Paléomantidés étant inconnues, il est impossible de décider si les Paléomantidés sont vraiment les ancêtres des Mantidés pourvus de pattes ravisseuses. Ces derniers

se rencontrent très rarement dans le Tertiaire (Œningen, Ambre).

ORTHOPTÈRES PSEUDO-NÉVROPTÈRES.

Ce groupe est rapporté par les Zoologistes à l'ordre des Orthoptères, parce que les métamorphoses sont incomplètes, mais la forme du corps et surtout la nervation des ailes semblent les rapprocher plutôt des Névroptères. Ils diffèrent des Orthoptères proprement dits en ce que les ailes antérieures et postérieures sont semblables, transparentes; l'aile postérieure ne peut se plier, sauf chez les Perlidés.

Les données paléontologiques conduisent à rapprocher les Névroptères des Orthoptères beaucoup plus que ne le font d'ordinaire les Zoologistes, qui s'appuient pour la distinction des ordres principalement sur le caractère des métamorphoses. Or il est naturellement impossible de savoir si les Insectes carbonifères, dont on ne connaît ordinairement que les ailes, avaient des métamorphoses complètes ou incomplètes; d'autre part, au point de vue de la nervation, les points de contact entre les diverses familles sont multiples, et les Névroptères du Carbonifère sont beaucoup moins distincts des Orthoptères qu'ils ne le sont de nos jours. On est donc amené à se demander si le fait que les métamorphoses sont complètes ou incomplètes suffit à éloigner deux ordres qui ont tant de points communs. En tous cas, il existe plusieurs familles dont la place est intermédiaire entre les Orthoptères typiques des temps anciens, ou les Palæoblattariés par exemple et les Névroptère ou les Pseudo-Névroptères; cet ensemble de formes synthétiques aurait donné naissance, pour Scudder, à la fois aux Névroptères et aux Pseudonévroptères actuels, et parmi ces formes, plusieurs sont complètement éteintes. Ce sont les *Neuroptéroïdes* de Scudder, qui comprenaient pour cet auteur 6 familles, ou les *Névroptères* de Brongniart, qui renferment 10 familles trop brièvement décrites.

La famille des MEGASECOPTÉRIDÉS de Brongniart est une de celles qui présentent des caractères synthétiques des Pseudonévro-

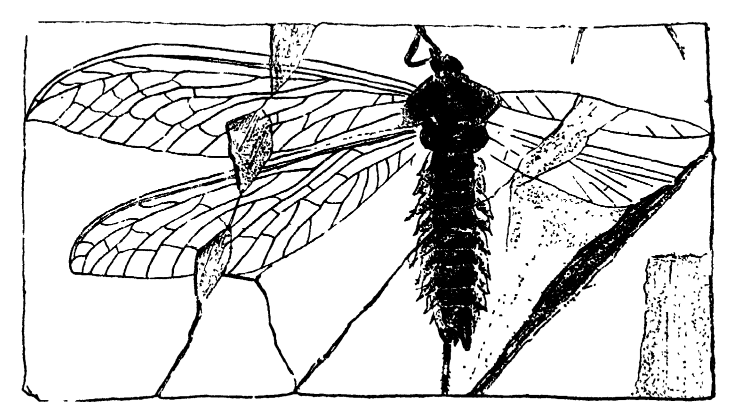


Fig. 193. — *Corydaloides Scudderi* Ch. Brongn. Houiller de Commentry (BRONGNIART).

ptères et des Névroptères. Les nervures très écartées, et réunies par un petit nombre de nervules, rappellent les Panorpes; mais

les formes du corps, la présence de filets abdominaux et d'expansions abdominales latérales rappellent au contraire les Perlides (*Woodwardia* Br., *Corydaloides* Br.).

D'autres familles sont plus voisines encore des formes actuelles, ainsi les Libellules sont représentées par les PROTODONATES, avec le genre *Protagrion* Br. ; les Perles, par des genres nombreux où les nervures, assez espacées et où la coloration des ailes est conservée (Platyptéridés Br., Protoperlidés Br.). Mais ce sont surtout les types voisins des *Éphémères* qui sont abondants à l'époque carbonifère. Les uns atteignent une taille considérable, comme *Meganeura* Br. (Sthénaroptéridés Br.) dont les

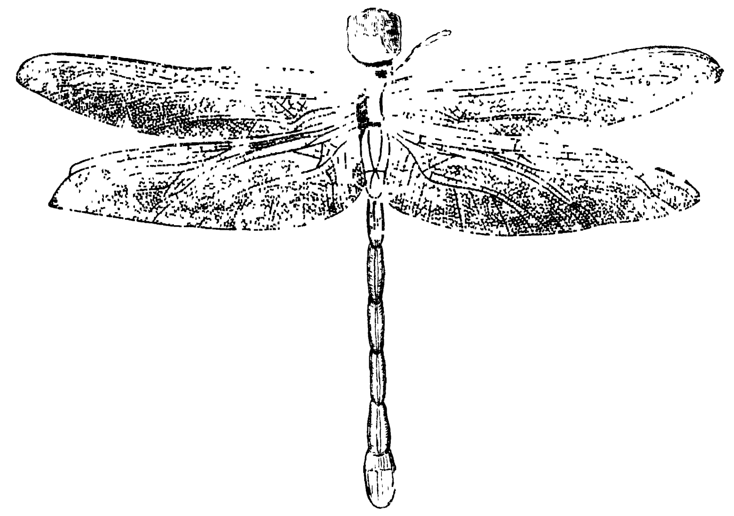


Fig. 194. — *Petalia longialata* Münst. Kimmeridgien, Solenhofen (ZITTEL).

ailes ont 33 centimètres de long; comme *Homaloneura* Br. (Protéphéméridés) qui présente deux filaments caudaux de plus de 10 centimètres et la famille étendue des HOMOTHÉTIDÉS.

Quant aux familles actuelles de Pseudonévroptères, comme les TERMITIDÉS, ÉPHÉMÉRIDÉS, ODONATES, elles sont représentées dans les schistes de Bavière et dans le Tertiaire, par des formes très voisines des formes actuelles. Les Termites et les ŒSCHNIDÉS sont aussi représentés dans le Lias ; les PERLIDÉS sont plus rares (Éocène de Wight, Ambre).

Les PHYSOPODES ou THYSANOPTÈRES sont considérés par les Zoologistes tantôt comme un sous-ordre d'Hémiptères (leur appareil buccal est en effet conformé pour la succion), tantôt comme un sous-ordre d'Orthoptères, tantôt comme un ordre spécial. Malgré leur petitesse et leur extrême délicatesse, les *Thrips* et les genres voisins sont connus dans les dépôts d'Aix, de l'Utah et dans l'ambre.

3e Ordre. — NÉVROPTÈRES.

Insectes le plus souvent broyeurs ; les quatre ailes égales membraneuses, à nervures très nombreuses ; les longitudinales fréquemment ramifiées à l'extrémité pour donner les nervures apicales ; nervures transversales très accentuées, d'où nervation en réseau.

D'après Scudder, les *Sialidés* descendaient des Hémerestines du Carbonifère. Ils sont abondants dans les terrains secondaires et tertiaires. Les *Myrmeméléonides*, d'après Brongniart, auraient un précurseur dans le même terrain (*Protascalaphus* Brong.). Les Hémérobiidés et les Panorpidés sont représentés dans le Jurassique et le Tertiaire.

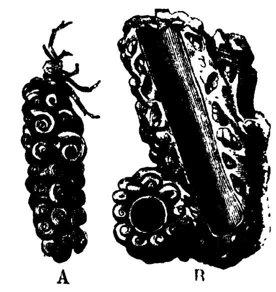


Fig. 195. — A, Larve de *Phrygane*, vivante, dans son tube ; B, indusie, de l'Oligocène d'Auvergne (LYELL).

Les *Phryganidés* jouent un rôle plus important en Géologie. On sait que la larve de ces animaux, qui vit dans l'eau, agglutine des fragments de bois, des grains de sable ou de petites coquilles, de manière à s'en former un tube protecteur qu'on appelle *indusie* (fig. 195). Tous ces fragments sont de même nature et de même grandeur pour un même tube. Les indusies sont très abondantes dans certains dépôts (Œningen, Auvergne, etc.). Les animaux eux-mêmes se retrouvent très fréquemment dans l'ambre et à Florissant.

4e Ordre. — HÉMIPTÈRES (1).

Pièces de la bouche disposées pour piquer et sucer, formant une trompe articulée ; prothorax non mobile. Ailes postérieures membraneuses, les antérieures tantôt coriaces à la base (Hétéroptères), tantôt de consistance uniforme, soit membraneuse, soit parcheminée (Homoptères). Métamorphoses incomplètes.

Les HOMOPTÈRES ont des représentants à l'époque carbonifère. Un type intéressant est *Eugereon* Dohrn (fig. 196), qui présente au plus haut degré le caractère d'un type synthétique. La nervation des ailes rappelle beaucoup plus celle des Libellules que celle des Hémiptères : il existe des nervures droites, subparallèles, réunies par un très fin réticulum. Mais d'autre part, Goldenberg a décrit des pièces buccales disposées en forme de trompe, qui sont nettement adaptées à la succion.

(1) Scudder, *Proc. Boston Society Nat. History*, 1889.

Fulgorina Gold. est considéré par Scudder comme un ancêtre des *Fulgoridés* actuels, assez abondants dans le Tertiaire. *Phthanocoris* Scudder montre un commencement de différenciation entre les ailes antérieure et postérieure : ce serait l'ancêtre des HÉTÉROPTÈRES.

Toutes les familles des Hémiptères sont représentées dans les couches tertiaires, et inversement toutes les familles fossiles

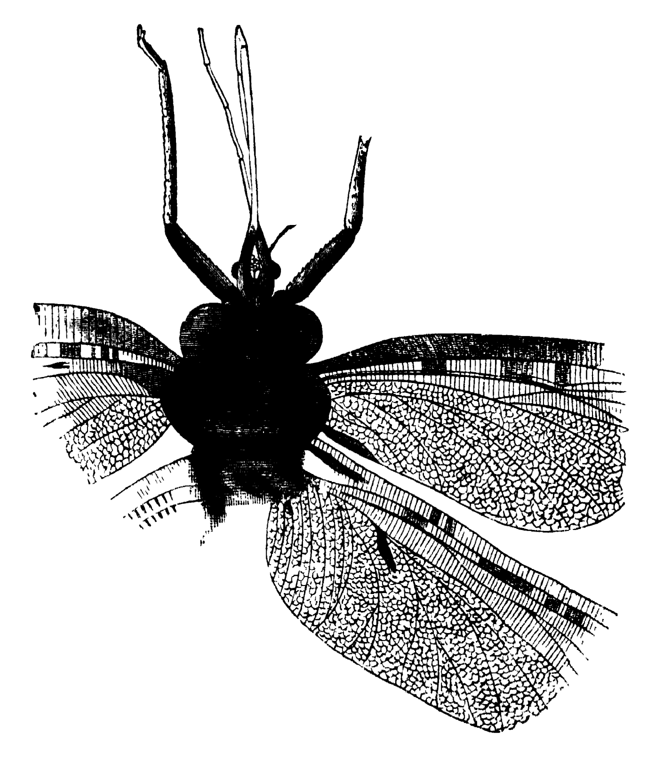


Fig 196. — *Eugereon Böckingi* Dohrn (Permien de Birkenfeld (DOHRN) 3/4.

connues existent encore actuellement. Les Hémiptères aquatiques comme les *Népidés*, *Reduviidés* sont naturellement les mieux représentés, surtout à Solenhofen, à Œningen. Dans l'ambre ce sont les *Cimicidés* ou Punaises qui dominent. Les pucerons (*Phytophthires*) ne comprennent pas moins de 52 espèces fossiles.

Le nombre total des Hémiptères fossiles aujourd'hui décrits et d'après le catalogue dressé par Scudder en 1889 est de 264 espèces pour l'Europe, et 266 pour l'Amérique.

5° Ordre. — COLÉOPTÈRES.

Insectes broyeurs; prothorax mobiles; ailes antérieures (élytres) coriaces, recouvrent les postérieures, qui sont plus grandes, membraneuses, et repliées à la fois transversalement et longitudinalement.

Cet ordre pour divers auteurs est intermédiaire entre les *Heterometabola* et les *Holometabola*. Quelques élytres de Coléoptères paléozoïques provenant du Culm de Sibérie ont été décrites par Dathe (1885). On a attribué aussi à des larves de ces animaux des perforations faites dans des bois fossiles du Houiller. Il est singulier cependant de constater l'absence totale de Coléoptères dans la faune houillère de Commentry et dans celles d'Amérique, qui sont si riches en restes d'Orthoptères; ces derniers animaux semblent cependant se prêter moins bien à la fossilisation.

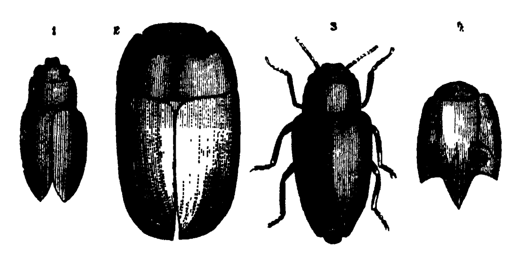


Fig. 197. — Coléoptères du Lias de Schambelen. — 1, *Carabites bellus* Heer (Carabide); 2, *Nitidulites argoviensis* Heer (Nitidulide); 3, *Glaphyroptera gracilis* Heer (Buprestide); 4, *Megacentrus tristis* Heer (Elatéride) (Heer).

Les Coléoptères ne sont pas rares au contraire dans les terrains secondaires; le Trias de Vaduz contient des *Buprestidés* et des *Curculionidés*. Le Rhétien de Suède, des *Hydrophilidés* et des *Carabidés*, des *Curculionidés*. Le Lias de Schambelen a fourni une riche faune de Coléoptères. Le Lias Anglais, les schistes de Solenhofen et les couches de Purbeck ont fourni de nombreux échantillons. Les familles les plus abondantes à l'époque mésozoïque sont celles des Curculionidés, Cistélidés, Chrysomélidés, Lampyridés, Élatéridés, Carabidés, et les Clavicornes. Les Mélolonthidés, les Coccinellidés existent aussi dans le Lias anglais.

Les Coléoptères Tertiaires sont tellement nombreux qu'il nous est impossible de présenter un aperçu même de la distribution des familles. Les groupes les plus abondamment représentés sont les suivants : *Curculionidés*, *Chrysomélidés*, *Scarabéidés*, *Elatéridés*, *Staphylinidés*, et surtout *Carabidés*. Le fait intéressant à re-

tenir est la persistance remarquable de toutes ces formes. Tous les genres éteints se répartissent dans les familles actuelles, et un très grand nombre de genres ont persisté sans modification.

6e Ordre. — LÉPIDOPTÈRES.

Pièces buccales disposées pour sucer des aliments liquides; prothorax non mobile. Ailes recouvertes d'écailles. Métamorphoses complètes.

L'extrême rareté des Lépidoptères dans les couches géologiques s'explique facilement par leur mode d'existence. Ces animaux volent bien et fréquentent peu le voisinage de l'eau. Leur époque d'apparition est tout à fait problématique. Les papillons les plus anciens découverts jusqu'à ce jour proviennent du Jurassique moyen de Sibérie, et seraient voisins des *Cossus*. Les fossiles de Solenhofen décrits comme Lépidoptères rappellent beaucoup les Sphingides, mais ils en diffèrent par la nervation des ailes. Oppenheim qui les a décrits les sépare des Lépidoptères pour en former un ordre spécial (*Rhipidorhabdi*).

Les Microlépidoptères sont les Lépidoptères les plus abondants à l'état fossile; ils proviennent presque tous de l'ambre. On connaît aussi des *Sphingidés*, des *Bombycidés*, des *Noctuidés* dans les dépôts tertiaires

Les *Rhopalocères* ou papillons diurnes sont plus rares. On n'en a décrit en tout que 17 espèces appartenant aux familles des Nymphalidés, Papilionidés, Hespéridés. Le plus ancien exemplaire connu est un *Colias* d'Aix. Tous les genres fossiles sont éteints sauf deux, *Eugonia* et *Pontia*. Ils proviennent d'Aix, de Radoboj et de Florissant.

7e Ordre. — HYMÉNOPTÈRES.

Pièces de la bouche disposées pour broyer et lécher; prothorax non mobile; trois nervures principales nées de la base, coupées dans la moitié externe de l'aile par un petit nombre de nervures transversales irrégulières.

L'Hyménoptère le plus ancien vient du Lias inférieur de Schambelen (*Palæomyrmex*, Heer). Quelques formes se trouvent à Solenhofen et dans le Pubeck. 17 familles ont été trouvées dans le Tertiaire; en particulier celles des *Ichneumonidés*, des *Sphégidés*, des *Vespidés*, des *Apidés*. Les Formicidés pullulent littéralement

dans tous les dépôts qui fournissent des Insectes : ce sont les représentants les plus abondants de cette classe. D'après Scudder on connaît plus de 170 espèces de Fourmis fossiles, parmi lesquelles seulement 5 genres éteints.

8e Ordre. — DIPTÈRES.

Pièces de la bouche disposées pour sucer et souvent pour piquer; les quatre ailes postérieures manquent; à leur plan des balanciers; ailes antérieures membraneuses avec peu de nervures.

Les Diptères fossiles sont moins nombreux que les Coléoptères, mais comme eux ils appartiennent à tous les groupes de la faune actuelle. Beaucoup nous sont parvenus dans un état remarquable de conservation. Les plus anciens datent du Lias inférieur d'Angleterre (*Asilus*, *Chironomus*). On en trouve quelques-uns dans le Purbeckin et à Solenhofen. Les familles les plus abondantes du Tertiaire sont les *Syrphidés* et les *Bibionidés* et surtout les *Tipulidés* qui sont extrêmement abondants en certains points à Aix, à Florissant et dans l'Ambre.

§ 3. — Répartition et rôle géologique des insectes.

Les Insectes fossiles sont beaucoup plus abondants que ne pourrait le faire supposer leur existence aérienne; mais ils sont répartis dans un petit nombre de localités. Leur conservation exige en effet des circonstances particulièrement favorables, comme la rapide consolidation des sédiments et la finesse du grain de la roche.

C'est naturellement dans les dépôts d'eau douce qu'on les rencontre surtout ; mais ils existent aussi dans des dépôts marins, ou plutôt lagunaires, comme les Schistes de Solenhofen.

L'Insecte le plus ancien aujourd'hui connu est représenté par une aile isolée, trouvée dans l'*Ordovicien* du Calvados et dénommée *Palæoblattina Douvillei*. C'est jusqu'ici le plus ancien animal terrestre ou aérien. La nervation est extrêmement simple, mais elle ne se rapporte à aucun ordre connu à l'état fossile ou vivant.

Plusieurs débris d'Insectes ont été trouvés dans le *Dévonien* du Nouveau-Brunswick. Ils sont malheureusement mal conservés, de sorte que Hagen, Scudder et Brongniart ne sont pas d'accord sur leur détermination. Ce sont des Insectes de grande taille : l'aile de *Gerephemera simplex* Scudd. a 6 centimètres de long, *Platephemera antiqua* Scudd. devait être encore plus grand.

Suivant Scudder, les six genres Dévoniens connus sont des Névroptères ou des Pseudonévroptères. Plusieurs ont de grandes analogies avec les Éphémères.

Les Insectes du *Carbonifère* sont extrêmement abondants et ont été l'objet de recherches approfondies, en particulier de Goldenberg, Geinitz, Woodward, Scudder et Brongniart. Ce sont les schistes houillers de Mazon-Creek (Illinois) et de Commentry qui ont fourni les plus belles récoltes. Les nombreux genres de cette époque appartiennent soit aux ordres des Orthoptères et des Névroptères, soit à des types intermédiaires entre ces deux ordres, qui ont les uns persisté, comme les Pseudonévroptères, les autres disparu, soit enfin à des types éteints ayant à la fois des caractères d'Orthoptères et d'Hémiptères. La faune entomologique houillère est intéressante à un double point de vue. D'une part elle comble les lacunes existant entre plusieurs ordres dans la nature actuelle : elle montre en effet une série de types synthétiques, moins différenciés que les types actuels, et dont quelques-uns sont plus simples ; d'autre part elle montre que la différenciation de diverses séries était déjà indiquée, et l'on peut y trouver les formes ancestrales, distinctes, mais encore voisines les unes des autres, de plusieurs familles aujourd'hui plus éloignées. Les Orthoptères sont de beaucoup les plus abondants, surtout les Blattidés. Ils se divisent déjà en séries qui donneront naissance aux Blattidés, aux Mantidés, aux Phasmidés, aux Locustidés. Puis viennent de très nombreuses formes intermédiaires actuelles précédentes et les Névroptères proprement dits. Les unes sont éteintes, les autres ressemblent aux Ephémérides et aux Perlidés.

Les Thysanoures et les Coléoptères sont aussi connus dans le Houiller. Rappelons enfin qu'un type synthétique curieux, *Eugereon*, présente une trompe d'Hémiptère associée et une nervation de Névroptère. Un genre (*Phthanocoris*) annonce, d'après Scudder, les Homoptères, et un autre (*Fulgorina*), les Hétéroptères.

Les Insectes du *Trias*, assez rares d'ailleurs, n'en sont pas moins intéressants ; les Blattes en particulier font la transition entre les formes paléozoïques et les formes actuelles. Les Coléoptères qui s'y rencontrent appartiennent à des familles encore existantes (Curculionidés, Chrysomélidés).

Dans l'*Infra-lias* et le *Lias*, les Insectes redeviennent abondants. Le Rhétien de Scandinavie, et surtout le Sinémurien de Schambelen (Argovie), ont fourni de nouvelles espèces. Cette dernière localité a fourni surtout des Coléoptères : cela tient peut-être uniquement à la grande dureté de leurs élytres. Ils

sont très voisins des formes actuelles et leur étude a fourni à Heer des indications précieuses sur les conditions de la vie à cette époque. Les Chrysomélides indiquent l'existence des Phanérogames et les Byrrhides celle des champignons. Dans les eaux vivaient, comme de nos jours, des Gyrins et des Hydrophiles. Enfin la présence d'un Bousier est en connexion avec l'existence des Mammifères. Une fourmi (*Palæomyrmex prodromus*) est l'Hyménoptère le plus ancien. Deux Coréides (*Protocoris* et *Cyclocoris*) représentent les premiers Hétéroptères.

En Angleterre les couches du Lias ont donné un assez grand nombre d'Insectes, parmi lesquels le plus ancien des Diptères (*Asilus*, d'après Brodie). Le Bathonien de Stonesfield, les couches de Solenhofen et celles de Purbeck, sont riches en insectes; Solenhofen a fourni en particulier de magnifiques Libellules et peut-être des Lépidoptères. Les espèces sont de plus en plus nombreuses pour chaque groupe.

Le terrain *Crétacé* est extrêmement pauvre en insectes. Dans l'*Éocène*, il faut citer la célèbre localité de Monte-Bolca.

L'*Oligocène* est de toutes les formations la plus riche en insectes. Les localités d'Aix en Provence, de Florissant dans le Colorado, et l'ambre des provinces baltiques ont fourni des milliers d'individus provenant des groupes les plus variés. Le principal intérêt de cette riche faune oligocène consiste dans sa comparaison avec les faunes actuellement vivantes dans d'autres contrées du globe. Les espèces sont toutes différentes de celles qui existent actuellement, mais elles sont très voisines. C'est surtout pour les Coléoptères que cette étude comparative peut être faite avec utilité, car c'est dans ce groupe que les formes exotiques sont le mieux connues. La faune de Coléoptères d'Aix est composée de genres dont la plupart vivent encore en Provence, mais dont l'aire de répartition est très étendue ; de plus on y rencontre aussi un petit nombre de formes habitant les régions chaudes de l'Amérique septentrionale, de la Cafrerie, des Indes (Heer, Oustalet).

Ce même caractère du mélange des faunes Méditerranéennes, Américaines et Africaines se retrouve dans la faune des dépôts de l'Œningen et Radoboj qui datent du *Miocène*. L'étude des Oiseaux, des Mammifères et des plantes fournit d'ailleurs le même résultat. L'hypothèse de l'existence d'un grand continent qui, à l'époque tertiaire, comprenait l'Europe, l'Afrique et l'Amérique, trouve dans ces faits des arguments sérieux. Nous reviendrons, à propos de la Paléontologie végétale, sur les conditions dans lesquelles se sont faits les dépôts d'Aix, d'Œningen et de Radoboj.

La concordance des résultats fournis par la faune entomologique et par la flore est des plus remarquables; elle montre combien

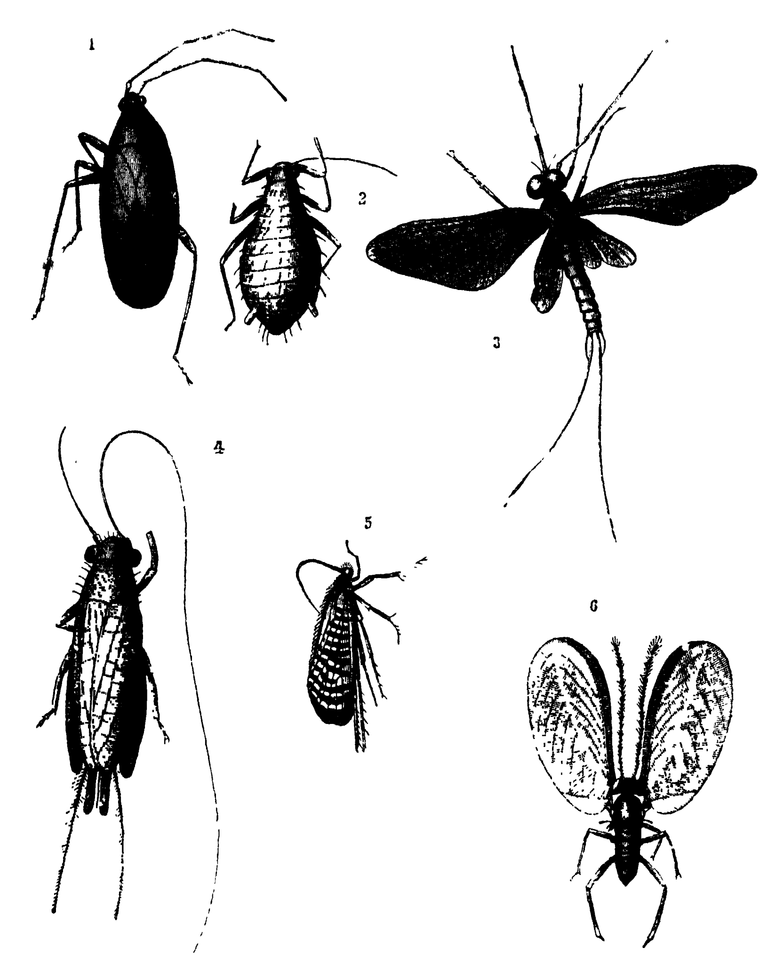


Fig. 198. — Insectes de l'Ambre. — 1, *Phytocoris vetustus*, Germ. et Ber. (Hétéroptère, Capsinidé); 2, *Aphis hirsuta* Germ. et Ber. (Homoptère, Aphididé); 3, *Bætis anomala* Germ. et Ber. (Pseudonévroptère, Ephéméride); 4, *Gryllus macrocercus* Germ. et Ber. (Orthoptère, Gryllidé); 5. *Phryganea antiqua* Germ. et Ber. (Névroptère, Phryganidé); 6, *Monophlebus pinnatus* Germ. et Ber. (Homoptère, Coccinidé) (Germar et Berendt).

est fondée l'induction qui consiste à attribuer aux Insectes d'un type déterminé un genre de vie identique à celui des formes actuelles qui s'y rattachent; à tel point qu'on a pu, par la décou-

verte de certains insectes, prédire celle de plantes sur lesquelles ils vivaient, et qui ont été retrouvées depuis.

Les marnes d'Aix, de Menat et de Corent en Auvergne, d'Œningen, de Radoboj, se sont déposées dans des lacs ou dans des marécages et fournissent d'abondantes récoltes d'Insectes aquatiques ou terrestres. L'ambre au contraire nous donne une idée de la faune des forêts. L'ambre est une résine sécrétée par un pin (*Pinus succinifer*) qui devait former des forêts étendues à l'époque Oligocène, dans la région de la Baltique. La mer en rejette de grandes quantités et on en trouve aussi dans l'intérieur des terres. Elle existe de plus en Sicile, en Galicie, à Œningen, mais l'âge de ces dépôts est postérieur à celui de l'ambre des provinces Baltiques. Cette résine, à l'état fluide, a englobé les Insectes qui se posaient sur les pins ou à terre, et les a conservés dans l'état le plus parfait. Les Insectes les plus délicats se retrouvent avec les détails les plus minutieux. C'est l'ambre qui a fourni la grande majorité des Hyménoptères, des Diptères, des Thysanoures fossiles ; les Orthoptères, Névroptères et Coléoptères y sont tout aussi abondants. Cette faune montre un mélange de formes septentrionales et de formes subtropicales, les premières étant de beaucoup les plus abondantes.

Oustalet fait observer que chaque gisement ne nous donne qu'une idée partielle de la faune qui existait à l'époque en question : cela s'explique par les conditions spéciales dans lesquelles s'est effectué chaque dépôt ; ainsi diverses familles de Coléoptères (Palpicornes, Mélasomes, Lamellicornes, Hydrocanthares, etc.) sont absents ou peu abondants dans l'ambre sans qu'on puisse conclure qu'ils aient disparu des régions septentrionales à l'époque oligocène. On sait en effet combien, à l'époque actuelle, la faune entomologique d'une forêt de pins diffère de celle d'une prairie, d'un lac ou d'un marécage. Ainsi les Blattes sont les insectes les plus abondants dans le Lias de Schambelen, les Rhynchophores dominent à Aix, les Buprestidés à Œningen, les Fourmis à Radoboj, les Termites dans l'ambre.

Appendice aux Arthropodes. — *Bostrichopus* (1).

Dannenberg a découvert dans les schistes à Posidonomyes des environs d'Herborn un fossile curieux, représenté jusqu'à ce jour par un seul échantillon, et dénommé *Bostrichopus antiquus* Goldf. Au premier abord, ce fossile, de très petite taille, ressemble à une Comatule. Du corps rayonnent un

(1) G. et F. Sandberger, *Versteinerungen des Reinischen Schichtensytems in Nassau*, 1850-1856.

grand nombre de filaments articulés (environ 60), à peine plus épais qu'un cheveu. Le corps lui-même se compose d'un céphalothorax et d'un abdomen. La première région porte 4 paires de pieds, très courts, sur lesquels sont insérés les filaments signalés. L'abdomen se compose de 6 segments et se termine par plusieurs filaments foliacés (fig. 199).

La position systématique de ce singulier Arthropode est des plus difficiles

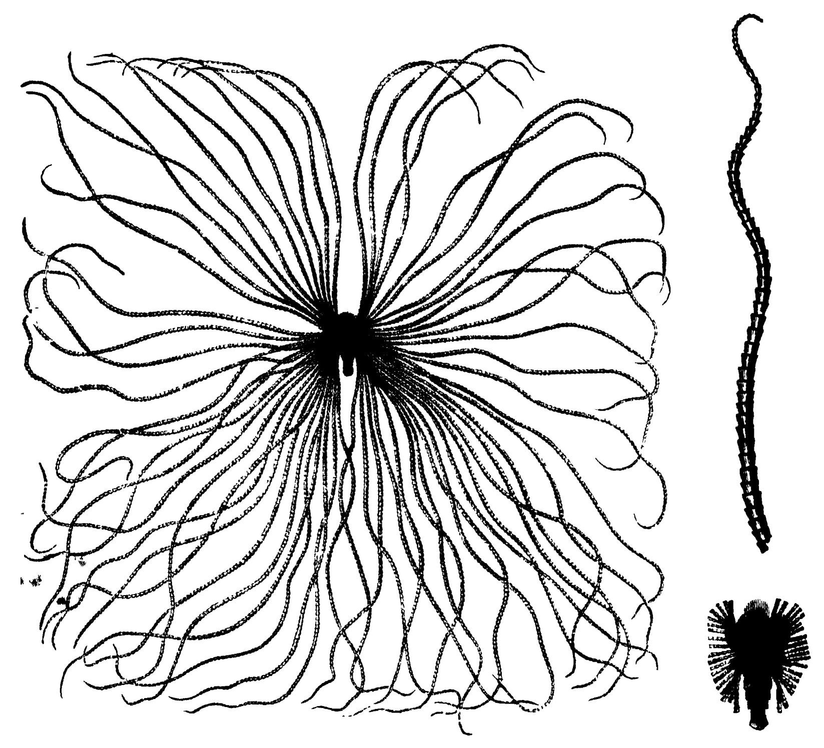


Fig. 199. — *Bostrichopus antiquus* Goldf. Carbonifère, Herborn (Nassau) (SANDBERGER).

à fixer : Goldfuss en faisait un Cirripède, Burmeister et Sandberger une larve de Stomatopode. Il nous semble plus naturel, à cause des 4 paires d'appendices, de le regarder comme une Arachnide, mais en somme, la question est tout à fait douteuse. Neumayr croit qu'il est indispensable de constituer pour lui une classe spéciale.

Embranchement V ARTHROPODES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
S. E. CRUSTACÉS																
Cl. I. ENTOMOSTRACÉS																
O. I. BRANCHIOPODES																
[S. O. I. CLADOCÈRES]																
S. O. II. PHYLLOPODES																
O. II. OSTRACODES																
[O. III. COPÉPODES]																
O. IV. CIRRIPÈDES																
Cl. II. MALACOSTRACÉS																
S-cl. I. Leptostracés																
O. I. PHYLLOCARIDES																
S-cl. II. Édriophthalmes.																
O. I. AMPHIPODES																
O. II. ISOPODES																
S.-cl. III. Podophthalmes.																
O. I. SYNCARIDES																
O. II. SCHIZOPODES																
O. III. STOMATOPODES			?													
O. IV. DECAPODES																
S. O. I. MACROURES																
S. O. II. ANOMOURES					?			?								
S. O. III. BRACHYURES																
Cl. III. PALŒOSTRACÉS																
S.-cl. I. Trilobites																
S.-cl. II. Mérostomes																
O. I. EURYPTÉRIDES																
O. II. XIPHOSURES																
Hémiaspidés																
Limulidés																

VI[e] EMBRANCHEMENT. — NÉMATHELMINTHES.

On conçoit facilement que c'est dans des circonstances tout à fait exceptionnelles que les Némathelminthes parasites pourront être rencontrés à l'état fossile. Von Heyden a décrit un *Mermis* dans un coléoptère provenant des lignites du Rhin; Menge en a décrit dans l'ambre (Oligocène).

Il semblerait naturel que l'on ait rencontré plutôt des Némathelminthes libres, car ces animaux, dont beaucoup sont aquatiques, ont une cuticule épaisse, et atteignent parfois une assez grande taille (Gordiacés). Peut-être des empreintes diverses de nature problématique ont-elles été formées par des animaux de ce groupe, mais nous n'avons aucun moyen de le déterminer.

VII[e] EMBRANCHEMENT. — VERS CILIÉS.

Animaux à symétrie bilatérale, présentant une cavité générale distincte. Epithélium revêtu en tout ou en partie de cils vibratiles. Le corps est formé d'un ou plusieurs segments ; il existe normalement une paire d'organes excréteurs (néphridies *ou* organes segmentaires) *par segment.*

1[er] Sous-Embranchement. — LOPHOSTOMÉS.

Corps formé d'un seul segment ou d'un très petit nombre de segments fusionnés. La bouche est pourvue d'un appareil couvert de cils vibratiles puissants qui établissent un courant amenant à la bouche les matières alimentaires.

La dénomination de Lophostomés proposée récemment par M. Edm. Perrier a l'avantage de mettre bien en évidence le caractère essentiel commun aux trois classes des *Rotifères*, des *Bryozaires* et des *Brachiopodes.* Elle suppose établie l'homologie des disques vibratiles des Rotifères avec le lophophore des Bryozoaires et les bras spiraux des Brachiopodes. Cette homologie ne nous paraît pas discutable ; entre les Rotifères et les Bryozoaires, on trouve des termes de passage comme *Stephanoceros*, où le disque est découpé en digitation, étendues, et qui sécrètent des tubes.

Les relations des Brachiopodes avec les Bryozoaires sont plus lointaines et se découvrent difficilement dans les formes adultes ; elles résultent surtout de l'étude embryogénique de la Ligule.

D'ailleurs, il est à remarquer que depuis longtemps un grand nombre de zoologistes ont été amenés à rapprocher ces deux classes dans un même sous-embranchement des Molluscoïdes.

Les Rotifères ne sont pas connus à l'état fossile.

1[re] Classe. — BRYOZOAIRES.

Animaux de petite taille, pourvus à un haut degré de la faculté de bourgeonner, et formant presque toujours des colonies. L'appareil buccal cilié ou lophophore *forme tantôt une couronne, tantôt un double fer à cheval autour de la bouche.*

Les Bryozoaires vivant en colonie, qui sont l'immense majorité, sécrètent presque toujours des cellules cornées ou calcaires, où chaque individu peut se retirer. L'ensemble de ces loges appelées *zoécies* forme un *cœnœcium* qui se conserve souvent facilement par la fossilisation.

Il est difficile d'ailleurs de se faire une idée de l'animal qui pouvait habiter les loges ou les tubes quand celles-ci diffèrent sensiblement de celles qui existent de nos jours. Par suite, on est souvent embarrassé pour rapporter diverses formes aux Bryozoaires ou bien à des groupes très différents

comme les Hydraires ou les Coralliaires. Les recherches récentes ont conduit à retirer de la classe des Bryozoaires beaucoup de formes qu'on y avait placées.

Les Bryozoaires fossiles sont extrêmement nombreux. Ils sont si abondants dans certaines couches, qu'ils constituent une partie importante de la roche. Ce fait s'est produit dans divers points, à peu près dans toutes les époques géologiques. Néanmoins, au point de vue paléontologique, leur étude n'a pas mis jusqu'ici en lumière de fait bien intéressant. Aussi, nous bornerons-nous à l'examen des formes les plus communes.

En laissant de côté le genre aberrant *Rhabdopleura*, qui semble avoir des relations avec d'autres groupes de Vers et qui est inconnu à l'état fossile, les Bryozoaires se divisent d'une manière très naturelle en deux ordres : les *Entoproctes* et les *Ectoproctes*. Ces derniers, les plus nombreux, comprennent les *Phylactolèmes* et les *Gymnolèmes*. Ceux-ci à leur tour se divisent en trois sous-ordres, les *Cténostomes*, les *Cheilostomes* et les *Cyclostomes*. Les deux derniers sous-ordres renferment tous les Bryozoaires connus à l'état fossile, et qui sont tous marins.

1er SOUS-ORDRE. — CYCLOSTOMES.

Cellules allongées tubuleuses, soudées entre elles dans une grande partie de leur longueur, libres à leur extrémité. Ouverture terminale, non rétrécie, dépourvue d'opercule.

Le bourgeonnement se produit vers la base ou le milieu des cellules et les nouveaux individus se soudent étroitement aux anciens. Ordinairement tous les individus d'une même colonie sont semblables, mais parfois il arrive qu'un grand nombre d'entre eux avortent et que la cellule se ferme par un dépôt calcaire : les individus normaux ne se rencontreront que suivant certaines lignes. Dans de nombreuses formes, les cellules se superposent en couches successives se recouvrant les unes les autres, après la mort des cellules préexistantes. La plupart des formes ont des cellules calcaires. Toutes sont marines.

Les Cyclostomes sont les plus répandus des Bryozoaires aux époques paléozoïques et mésozoïques (environ 1,000 espèces) : ils sont actuellement en pleine décroissance (100 espèces).

Busk place tout à fait à part, sous le nom d'**Articulés**, la petite famille des Crisiidés. La colonie est rameuse, et les rameaux se divisent en segments réunis par des nœuds cornés. Les segments se composent d'une seule cellule chez *Crisidia* Edw. et d'un groupe de cellules chez *Crisia* Lamx. — Crétacé supérieur, *Tertiaire*, Actuel.

Tous les autres Cyclostomes s'opposent aux précédents dans un même groupe des **Inarticulés**.

L'une des familles les plus importantes est celle des Fénestellidés, qui renferme de nombreux genres extrêmement abondants dans les terrains paléozoïques, où ils sont limités. Ce sont des colonies réticulées, étalées de diverses façons, et qui rappellent par leur forme extérieure certains genres actuels de Gorgonidés (*Rhipidigorgia*). Aussi ces fossiles ont-ils été décrits à l'origine comme Alcyonnaires et dénommés *Gorgonia*. Lorsque la conservation est suffisante, on voit les cellules tubuleuses, sur un rang ou sur deux rangs le long des branches principales (fig. 200).

Genres principaux : *Fenestella* Lonsd. Colonie étalée en éventail ou en entonnoir à larges branches dichotomes. Silurien — Permien. — *Archimedes* Lesueur est formé d'une série de coupes traversées par un axe épais contourné en hélice. Carbonifère d'Amérique.

La famille des Acanthocladidés est aussi abondamment représentée dans les terrains primaires. La colonie est rameuse, comprimée, et porte des cellules sur un seul côté.

Diastoporidés. — *Berenicea* Lamx. Colonie encroûtante à contour flabelli-

forme; de la surface émergent les tubes arqués (Jurassique — Actuel).

Defrancia Bronn. Disques encroûtants, où les cellules tubuleuses sont superposées de manière à former des côtes radiales saillantes, les ouvertures sont toutes tournées vers l'extérieur (Jurassique — Actuel).

Buskia Reuss. Les tubes sont groupés en masses radiales autour d'un centre, la colonie formée ressemble à une étoile de Botrylle : de nombreuses étoiles de ce genre sont associées sans ordre, encore comme chez les Botrylles, et il se forme plusieurs couches superposées de ce genre. Oligocène.

Tubuliporidés. — *Stomatopora* Bronn. Colonie rampante, ramifiée, les cellules émergent d'un stolon comme chez les *Aulopora* avec lesquels il est facile de confondre ce genre. La nature coralliaire des *Aulopora* n'est indiquée que par des stries longitudinales à l'intérieur des cellules : leur taille est d'ailleurs bien plus considérable que celle des *Stomatopora*. Silurien — Actuel.

Idmonéidés. — *Idmonea* Lamx. Colonie rameuse : les cellules sont sur une des faces de chaque branche, et groupées en séries transversales ou obliques alternes (Crétacé — Actuel).

Entalophoridés. — *Terebellaria* Lamx. Colonie ramifiée, dichotome; les

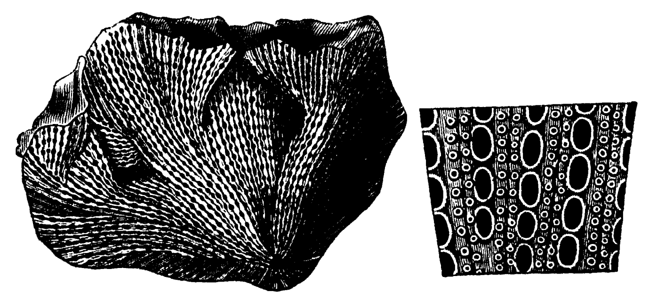


Fig. 200. — *Fenestella reniformis* Schl. Permien supér. Thuringe (Roemer). Colonie entière et fragment grossi, montrant les cellules.

cellules sont disposées le long des lignes spirales qui contournent chaque rameau; chacune de ces lignes, qui comprend plusieurs rangées de cellules ouvertes, alterne avec des zones spirales où les cellules sont fermées par une lame calcaire. Jurassique moyen — Crétacé.

Frondiporidés — *Osculipora* d'Orb. Colonie très ramifiée ou anastomosée, les cellules sont groupées en émergences faisant saillie alternativement de chaque côté d'un rameau; les ouvertures forment un crible au sommet de ces émergences. Crétacé — Actuel.

Chez *Frondipora* Imp., les mamelons ne se trouvent que d'un seul côté.

Cerioporidés. — *Ceriopora* Goldf. Colonie encroûtante ou dendroïde, les cellules s'ouvrent sur toute la surface. Trias — Crétacé.

Heteropora Bl. Colonie à grosses branches irrégulières; pores très serrés, irréguliers, donnant accès dans de longues cellules tabulées. Jurassique, Crétacé.

2e SOUS-ORDRE. — CHEILOSTOMES.

Cellules en général ovoïdes, ouverture non terminale, plus étroite que le diamètre de la cellule, ordinairement pourvue d'un opercule mobile.

Les cellules des Cheilostomes ne sont jamais tubulaires, et sont en général renflées. C'est dans ce groupe seulement que l'on trouve des aviculaires et des vibraculaires. L'existence de ces individus différents se reconnaît sur

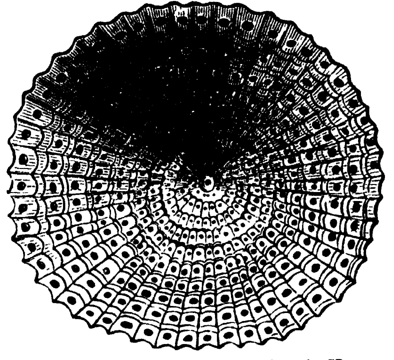
la colonie par l'existence de petits pores (*pores spéciaux* de d'Orbigny) donnant accès dans les loges plus petites qui renfermaient les muscles de ces individus différenciés.

Comme pour les Cyclostomes, Busk met à part les formes où la colonie se divise en articles séparés par des nœuds. Ce groupe des *Articulés* comprend de nombreux genres vivants, dont quelques-uns ont apparu dans le Tertiaire (*Scrupocellaria* V. Bened.) ou dans le Crétacé (*Salicornaria* Cuv.).

Les *Inarticulés* sont bien plus nombreux. L'un des genres les plus importents est *Membranipora* Blv. qui forme actuellement un revêtement parfois très étendu sur les algues ou les pierres. Il n'y a qu'une assise de loges, incomplètement calcifiées (Crétacé inférieur — Actuel). *Lepralia* Johnst., très voisin du précédent, est complètement calcifié. Plus de 100 espèces depuis le Crétacé.

Chez *Eschara* Ray (Busk) la colonie est libre, foliacée; elle se compose de deux assises de cellules accolées dos à dos. Très commun depuis le Jurassique moyen.

La colonie de *Retepora* Imp. se développe en une fronde foliacée, irrégulière, formée d'un réseau à ouvertures ovales régulières. Crétacé — Actuel.


Fig. 201. — *Lunulites Goldfussi* Hagw. Crétacé supérieur (très grossi) (face supérieure).

Cellepora Fabr. (Busk) forme des masses finement poreuses de forme très irrégulière. On voit à chaque loge, qui est très petite, deux ouvertures dont l'une appartient à une aviculaire. Très commun depuis le Tertiaire. Une espèce vit en symbiose avec un polypier (*Cryptangia parasitica*, des Faluns de Touraine).

Chez *Lunulites* Lamx et les genres voisins, la colonie est libre, et a la forme d'un disque, ou d'un cône surbaissé. Les cellules normales et les cellules à aviculaires forment des lignes radiales alternantes. Crétacé — Actuel.

2e Classe. — BRACHIOPODES (1).

Animaux à symétrie bilatérale ne formant jamais de colonies. Le corps est enfermé dans une coquille à deux valves inégales; les organes les plus volumineux sont des appendices buccaux ou bras enroulés en spirale, pourvus de cirres qui servent à la respiration et peuvent parfois sortir en partie de la coquille.

Variabilité des Brachiopodes. — L'étude des Brachiopodes met en lumière un phénomène assez rare dans l'histoire paléontologique du règne animal. Les formes qui composent cette classe sont relativement peu nombreuses. Elles sont en général très anciennes et n'ont pas donné naissance à des types très différents

(1) D.-P. Œhlert, chapitre *Brachiopodes*, dans Fischer, *Manuel de Conchyliologie*. — Nombreux mémoires de Davidson, dans *Palæont. Soc.* — Waagen, *Pal. indica*. — Deslongchamps, *Pal. française*, etc.

sous le rapport des traits importants de l'organisation. Mais d'autre part ces fossiles présentent une variabilité extrême dans les détails surtout au point de vue de la forme extérieure. Davidson a montré, pour un certain nombre d'espèces, qu'il existe tous les passages entre des formes en apparence très dissemblables. Ainsi chez *Rhynchonella cynocephala* du Bajocien il existe un pli médian, qui tantôt est simple, tantôt est bilobé ou trilobé. M. Gaudry rapporte, sur le même sujet, une observation intéressante de M. Œhlert. *Magellania cornuta* du Lias présente des individus où le bord frontal se termine par des pointes, parfois peu indiquées, mais qui peuvent aussi former deux lobes bien séparés. *M. quadrifida* présente quatre lobes de même nature. En France il existe une ligne de démarcation bien tranchée entre ces deux espèces, mais en Angleterre, dans une même couche (Lias d'Ilminster), on trouve entre les formes extrêmes les transitions les mieux ménagées.

Le même auteur conclut d'observations très étendues que, partout où la sédimentation s'est faite d'une manière interrompue, il y a continuité entre les formes d'une même série; mais si des lacunes stratigraphiques interviennent, il y a discontinuité dans les types.

Il résulte de ces faits que chez les Brachiopodes l'espèce présente une grande plasticité, tandis que les types principaux offrent une persistance remarquable. La délimitation des espèces doit donc être faite dans un sens très large.

Parties du corps. — L'animal se compose chez les Brachiopodes de trois parties bien distinctes : 1° le *manteau*, qui forme deux lobes entre lesquels sont compris les autres organes; 2° la *masse viscérale*, occupant une faible partie de l'espace compris entre les deux valves de la coquille; 3° les *bras*, au nombre de deux, égaux et symétriques qui sont au contraire très développés. Ce sont des appendices labiaux généralement enroulés en spirale. La position de la bouche détermine la face ventrale. Par suite, le manteau présentera un lobe ventral et un lobe dorsal, et les deux valves de la coquille seront aussi appelées dorsale et ventrale.

Les deux valves de la *coquille* sont toujours inégales : la différence n'est pas toujours très prononcée extérieurement (par exemple chez les Lingules), mais alors la disposition des insertions musculaires à la face interne n'est pas la même sur les deux valves qu'il est ainsi facile de distinguer (fig. 205, A, B). Si les deux valves sont très inégales extérieurement, ce qui est le cas général, c'est toujours la valve ventrale qui est la plus grande (sauf chez les Cranies).

Morphologie de la coquille. — Un Brachiopode, considéré dans son ensemble, est symétrique ; il en est de même de la coquille prise isolément. Le plan de symétrie de l'animal est perpendiculaire au plan de séparation des valves, de sorte que chaque valve prise séparément est symétrique. Fréquemment la valve ventrale est plus ou moins recourbée au-dessus de la valve dorsale ; elle présente un *crochet* plus ou moins saillant. A l'extrémité de ce crochet ou bien au-dessous de lui existe un trou (*foramen*) par où sort, chez l'animal vivant, une masse charnue, un *pédoncule*, qui fixe la coquille aux corps étrangers (fig. 202, *p*) ; par suite, quand l'animal est fixé par son pédoncule à un support horizontal, la valve ventrale recouvre l'autre. On convient de considérer comme *longueur* la direction qui est à la fois dans le plan de symétrie et dans le plan de séparation des valves, et comme *largeur* la direction perpendiculaire dans le plan de séparation. La direction de la longueur est de haut en bas, et la largeur de droite à gauche dans toutes les figures. La coquille peut être allongée dans le sens longitudinal (*Terebratula digona* (fig. 224), ou dans le sens transversal (*Spirifer*) (fig. 219). La *ligne cardinale* est la ligne le long de laquelle la grande valve déborde sur la petite. Elle peut être droite (*Spirifer*, *Productus*) ou courbe (*Terebratula*, *Rhynchonella*). On considère comme côté *postérieur* de la coquille, la région cardinale, et comme *antérieur* ou *frontal*, le côté opposé. La masse viscérale est toujours située du côté postérieur. Ce côté est en haut sur toutes les figures.

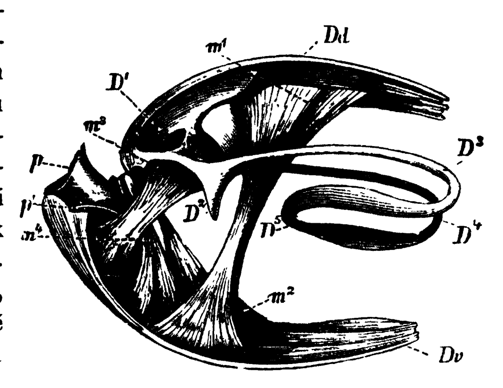


Fig. 202. — Appareil brachial et muscles de *Magellania australis*.

Le mode de réunion des deux valves de la coquille permet de séparer immédiatement les Brachiopodes en deux sous-classes :

1° Chez les *Articulés* la grande valve présente près de son sommet deux *dents latérales* qui s'engagent dans deux cavités correspondantes de la petite valve ; il en résulte une articulation solide.

2° Chez les *Inarticulés* cette disposition n'est pas réalisée et

les deux valves pourraient glisser l'une sur l'autre si elles n'étaient pas retenues par les muscles.

Dans les deux cas, la coquille ne s'ouvre jamais que très faiblement ; chez les Articulés, le mode de jonction des valves est tel que, même sur des individus morts, il est difficile d'ouvrir la coquille sans forcer l'articulation.

Deltidium et pseudodeltidium. — Fréquemment l'échancrure ou le foramen dont est creusée la valve ventrale sont rétrécis par la présence d'un ensemble de deux pièces mobiles, unies sur la ligne médiane, mais échancrées de manière à ménager une ouverture par où passe le pédoncule. On appelle cet ensemble *deltidium*. Le développement de ces pièces a été étudié dans un certain nombre de formes (fig. 203). Ainsi chez *Zelleria digona*, quand l'animal est encore très jeune (1/2 mill.), il n'existe pas de traces du deltidium. Le foramen de la valve ventrale est à lui seul presque aussi volumineux que la valve dorsale entière et tout à fait circulaire ; puis la petite valve augmente rapidement et le foramen s'écarte de la ligne cardinale ; à sa portion postérieure naissent de part et d'autre les deux pièces du deltidium qui finissent par se réunir et isoler complètement le trou de la ligne cardinale. Le deltidium apparaît donc ici assez tard, comme une formation secondaire.

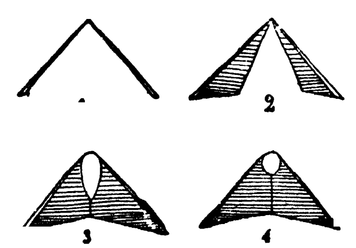


Fig. 203. — Développement du Deltidium de *Rhynchonella cuneata* (DESLONGCHAMPS).

Dans d'autres genres (*Spirifer*, *Orthis*, *Thecidea*) existe une production également triangulaire, et perforée par le foramen pédonculaire, mais elle est impaire et se développe à partir du crochet, on l'appelle *pseudodeltidium* (fig. 219, C, D').

Parfois la grande valve déborde fortement au delà de la petite, et il existe un espace triangulaire, aplati, limité par la ligne cardinale et par deux lignes allant du crochet à l'extrémité de la ligne cardinale. Cet espace, appelé *area*, lorsqu'il est différencié, présente des stries faciles à observer et commodes à utiliser pour la détermination (*Cyrtina*, *Strophomena*, *Spirifer*, etc., (fig. 219, C, D').

Structure du test. — ***Articulés.*** La structure du test des Brachiopodes a été étudiée sur des coupes transversales, avant et après décalcification. Chez les Articulés, *Magellania*, par exemple, si l'on n'a pas décalcifié, on constate que le test est formé de trois couches (fig. 204, C) : 1° intérieurement,

une couche épaisse (*a*) constituée par des prismes allongés, un peu aplatis, inclinés sur la surface; 2° une couche moyenne (*b*) composée de lamelles parallèles, normales à la surface, et dont la section produit un aspect strié; 3° une cuticule (*c*) anhiste (*periostracum*), qui présente des épaississements en forme de crête. Ces crêtes sont unies en réseau et dessinent sur la surface du test des mailles de dimensions inégales.

Les prismes de la couche interne sont ordinairement tous dirigés parallèlement et déterminent ainsi des plans de cassure; cependant dans chacun d'eux la calcite n'est pas orientée d'une manière constante· les directions des faces du rhomboèdre sont variables d'un prisme à l'autre il en résulte qu'il serait difficile de produire des cassures autrement que suivant l'axe commun des prismes. La calcite n'entre pas seule dans leur composition :

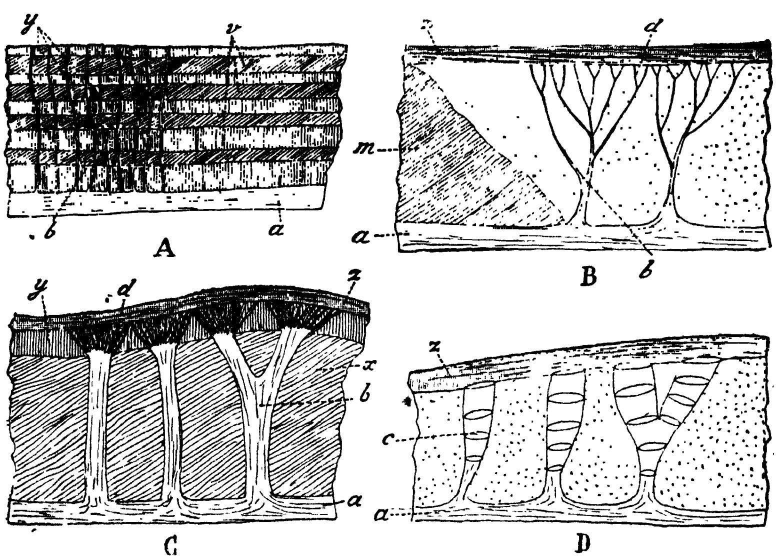


Fig. 204. — Structure du test des Brachiopodes. — A, *Lingula*; B, *Thecidea*: C, *Magellania*; D, *Crania* (Schémas d'après les observations de King Joubin, Munier-Chalmas); *a*, couche interne prismatique; *b*, couche moyenne, lamelleuse; *c*, périostracum; *t*, tubes palléaux; *h*, canalicules rayonnants; *d*, diaphragmes calcigènes; *e*, couche de conchyoline; *f*, couche calcaire.

en opérant la décalcification, on voit qu'elle est mélangée d'un peu de conchyoline dans l'intérieur des prismes; autour de chacun d'eux on trouve de plus une gaine de cette substance. Les prismes sont sécrétés par des sortes d'alvéoles du manteau, et leur croissance se fait ainsi par la partie inférieure.

Quand on examine le test d'une *Magellania* par transparence à la loupe, et même à l'œil nu, on voit qu'il est criblé d'une multitude de pores dont l'existence rend le test particulièrement léger. Dans chacun de ces orifices pénètre un tube grêle (*t*) qui prolonge les espaces sanguins du manteau. En examinant sur des coupes un fragment décalcifié du test, on constate que ces tubes traversent toute l'épaisseur de la couche des prismes. Arrivés à la couche moyenne, ils se résolvent en un grand nombre de canalicules rayonnants et disposés en forme de houppes (*h*). Ces petits tubes ne vont pas s'ouvrir à la surface, mais s'arrêtent à la couche cuticulaire qui n'est

perforée d'aucune ouverture. Néanmoins, son épaisseur est si faible que l'action de l'air peut facilement s'exercer sur le contenu des tubes ; il est donc permis de penser qu'ils peuvent servir à la respiration. Il arrive parfois que les tubes semblent bifurqués de l'intérieur à l'extérieur, ce fait est dû à la soudure de tubes préalablement séparés : le fait est facile à comprendre, puisque l'accroissement de la couche des prismes se fait par la partie interne, l'allongement des tubes a lieu forcément dans le même sens (Munier-Chalmas).

La structure qui vient d'être décrite se retrouve, avec des modifications de détail, chez presque tous les Articulés. La famille des *Thécididés* seule fait exception (fig. 204, B). Une coupe dans le test d'une Thécidie ne montre pas de différenciation en couches calcaires : toute la masse est composée d'une substance à peine fibreuse, formée d'un mélange intime calcaire et de conchyoline. Il existe des tubes élargis à leur portion externe, présentant plusieurs diaphragmes sur leur trajet. Les filaments sont très courts et très nombreux, et aboutissent au périostracum.

Inarticulés. — Le test des Inarticulés est tout à fait différent : il présente deux variétés bien distinctes. Chez les *Lingulidés* et les *Discinidés* (fig. 204, A), le test est formé de couches alternatives de conchyoline et de calcaire (surtout de phosphate de chaux) (*e*, *f*). Le tout est percé d'une multitude de canaux très petits logeant des prolongements du manteau. Le test des *Crania* rappelle celui des Thécidies : il y a un périostracum et une masse où domine le calcaire. Cette couche est formée de deux zones qui diffèrent seulement par la couleur, la zone interne est blanchâtre et l'autre brune. Elle est traversée par de nombreux canaux, qui sont ici évasés à leur portion interne et se ramifient plusieurs fois vers l'extérieur, et dont chaque branche se termine sous forme d'une houppe de fins canalicules. Ces derniers n'existent pas à la valve ventrale (King, Joubin, Munier-Chalmas).

Fossilisation. — La *fossilisation* des Brachiopodes s'est produite facilement à toutes les périodes géologiques par suite de la présence de la *calcite* dans la coquille. Les Mollusques au contraire ont fréquemment perdu leur test qui était constitué principalement d'*aragonite*. Quelquefois chez les Brachiopodes la silice peut se substituer à la calcite, même dans des terrains où les Mollusques ne sont pas devenus siliceux. Dans ces circonstances, on peut, en traitant les fossiles par de l'acide étendu, obtenir de belles préparations des appareils internes qui servent à supporter les bras et qu'on appelle appareils apophysaires. La méthode que l'on est généralement obligé d'adopter, quand l'appareil n'est pas silicifié, consiste à user progressivement la coquille et à relever de temps en temps la figure que présente la section de l'appareil : l'ensemble de toutes ces coupes permet de reconstituer l'appareil. D'autres fois, en chauffant et en refroidissant brusquement la coquille, ce qui permet de séparer les deux valves, on parvient alors, avec beaucoup de patience, à dégager l'appareil apophysaire des substances dans lesquelles il est empâté.

Impressions vasculaires. — Le manteau est creusé de lacunes qui communiquent avec la cavité viscérale ; le sang circule dans ces lacunes dont quelques-unes contiennent aussi les or-

ganes génitaux. Comme elles sont un peu saillantes par rapport au reste du manteau, elles déterminent sur la coquille des impressions en creux, qui sont fréquemment visibles sur la coquille (fig. 215, *c*) même chez les fossiles. Dans quelques cas elles sont même profondément creusées (Orthisidés). Leur disposition varie beaucoup avec les genres. D'une manière générale, il existe des troncs rayonnants, qui se subdivisent en ramifications dirigées vers le bord. Chez les Rhynchonellidés, deux troncs suivent à une distance les bords latéraux, et remontent vers la région cardinale. Chez les Inarticulés, les sinus partent de la région moyenne et se dirigent soit en avant soit en arrière, en envoyant des ramifications nombreuses surtout vers le bord.

Appareil musculaire. — L'appareil musculaire des Brachiopodes se compose de trois sortes de muscles. Les uns ont leurs insertions à la fois sur chacune des valves, et font mouvoir ces valves l'une par rapport à l'autre : suivant leur disposition, ils peuvent ou bien entr'ouvrir la coquille en écartant légèrement les valves (fig. 202, m^4), ou bien faire glisser ces dernières l'une sur l'autre, ou bien enfin les rapprocher de manière à fermer la coquille (m_1, m_2, m_3). D'autres s'insérant sur l'une ou l'autre valve viennent se réunir en un faisceau charnu et complexe, le *pédoncule* (fig. 204, *p*), qui sert à fixer la coquille aux corps étrangers. Leur contraction fait exécuter à la coquille des mouvements d'ensemble. Tous ces muscles sont importants pour l'objet qui nous occupe; car ils laissent sur la coquille des impressions qui sont reconnaissables chez les fossiles. Enfin, d'autres muscles se prolongent dans les bras : ils laissent rarement des empreintes sur la coquille (*Crania*) (fig. 205, E, *b*, *b'*, *b''*). Dans quelques types paléozoïques qui n'ont pas de représentants vivants, il existe encore des impressions musculaires dont le rôle reste douteux (fig. 202, *c*).

La disposition des impressions musculaires est très différente chez les Inarticulés et chez les Articulés : cela se conçoit aisément. S'il existe une articulation solide, la coquille pourra s'ouvrir sous l'action de muscles ayant leur insertion, sur une valve en dedans, et sur l'autre en dehors de la ligne d'articulation. Dans le cas contraire, l'ouverture des valves se produira d'une manière beaucoup plus compliquée. Le point d'appui devra être fourni par la masse même des organes. On trouvera surtout des muscles *glisseurs*, obliques par rapport au plan de séparation des valves, qui pourront entre-bâiller la coquille soit d'un côté soit de l'autre, et faire pivoter légèrement une valve sur l'autre. Des cas de transition se rencontreront lorsque la

valve ventrale déborde sur la valve dorsale, sans qu'il y ait une ligne d'articulation proprement dite.

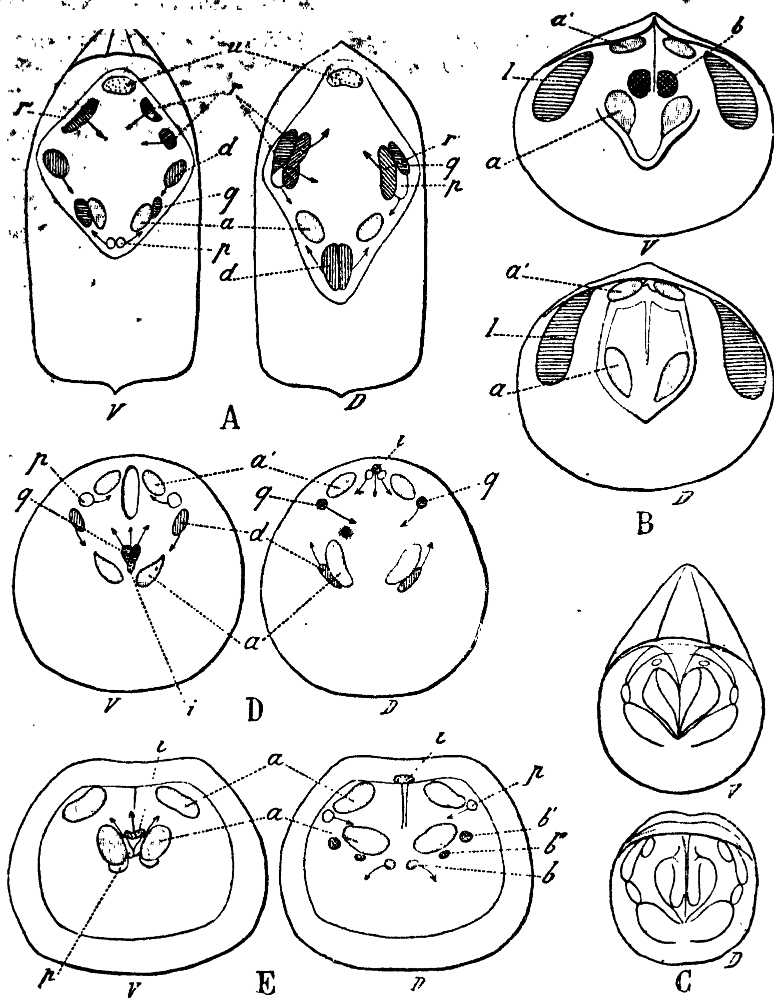


Fig. 205. — Impressions musculaires des Brachiopodes inarticulés. — A, *Lingula;* B, *Obolus;* C, *Trimerella;* D, *Discina*; E, *Crania*. — *V*, valve ventrale; *D*, valve dorsale. — *a*, *a'*, adducteurs; *b*, *b'*, *b''*, muscles brachiaux; *d*, rétracteurs de la valve dorsale; *i*, muscle impair, rétracteur de la valve dorsale; *p*, *q*, protracteurs de la valve dorsale; *r*, *r'*, rotateurs; *u*, muscle impair, divaricateur.

A. *Inarticulés.* — Chez les *Lingulidés* (fig. 205, A), l'ensemble des impressions musculaires forme un cercle sur chaque valve. Mais les impressions qui sont en regard ne correspondent pas, en général, au même muscle, car ces organes se portent obliquement par rapport à la coquille. Il y a excep-

tion pour les muscles *adducteurs* (*a*) dont le rôle est de fermer la coquille, et pour le muscle impair ou *diducteur* (*u*), simplement situé près de la pointe, qui rapproche au contraire les parties postérieures des deux valves et fait entr'ouvrir les bords antérieurs.

D'autres muscles font tourner la valve dorsale sur la valve ventrale (*rotateurs*, *r*, *r'*): à cet effet, ils s'insèrent sur les côtés de la valve ventrale, vers son milieu, puis ils s'entre-croisent en se portant en arrière de telle sorte que celui de droite s'insère à gauche sur la valve dorsale et réciproquement. Il reste enfin des muscles glisseurs qui font avancer ou reculer la valve dorsale sur l'autre. Ils sont disposés latéralement : 2 paires (*p*, *q*) s'insérant en avant sur la valve ventrale et en arrière sur la valve dorsale, ont pour effet de porter celle-ci en avant : ce sont les *protracteurs* de la valve dorsale. Les 2 autres, antagonistes des précédents, s'insèrent vers le milieu de la valve dorsale sur la ligne médiane, s'écartent ensuite et vont aboutir plus en arrière sur les côtés de la valve ventrale (*rétracteurs* de la valve dorsale, *d*,).

La coquille de Lingule peut donc faire trois sortes de mouvements : elle s'entre-bâille ou se ferme par l'action des muscles diducteurs ou adducteurs ; la valve dorsale tourne sur la valve ventrale par l'action des muscles rotateurs ; ou bien elle avance et recule par l'action des muscles glisseurs.

L'appareil des *Discinidés* (fig. 205, D) est assez différent. Il existe, en effet, 2 paires de muscles adducteurs *a*, *a'*, avec leurs insertions en regard. De plus, les muscles obliques *p*, *q*, au nombre de 2 paires, ne se croisent pas de manière à faire tourner la coquille ; ils se portent seulement de la ligne médiane à la périphérie et réciproquement, de manière à faire glisser les valves à droite et à gauche quand ils se contractent d'un même côté ; il y a ainsi 3 paires de protracteurs. Si 2 muscles symétriques se contractent ensemble, ils portent la valve dorsale en avant ou en arrière; leur action peut aussi s'ajouter à celle d'un protracteur médian ou de 2 rétracteurs latéraux.

Les mouvements de glissement ou de rotation peuvent ainsi se produire sous l'action combinée de plusieurs muscles

Les *Cranidés* (fig. 205, E) se rapprochent des Discinidés en ce qu'ils ont 2 paires de muscles adducteurs. Il existe aussi un muscle médian, allant en arrière de la valve ventrale à la valve dorsale. La paire de muscles glisseurs obliques allant de dedans en dehors et d'avant en arrière de la valve ventrale à la valve dorsale, subsiste aussi, mais il n'y a pas d'autres muscles protracteurs. On voit de plus sur la valve dorsale 2 paires d'insertions pour les muscles rétracteurs et protracteurs des bras.

Chez les *Trimerellidés* (fig. 205, C), chaque valve présente un cercle complet d'impressions musculaires ; de plus, il existe aussi à chaque valve une large plaque centrale sur laquelle se voient 4 paires d'impressions. Ce groupe est complètement éteint, et il est difficile d'homologuer ces impressions avec celles qui existent chez les autres Inarticulés.

L'appareil musculaire des *Articulés* est très différent. Les muscles se divisent en trois groupes d'après leur fonction (fig. 206).

1° Les muscles *adducteurs* (*a*, *a'*) dont le rôle est de rapprocher les deux valves, sont beaucoup plus rapprochés de la ligne médiane que chez les Inarticulés, et leurs impressions ventrales sont contiguës ;

2° Les muscles *diducteurs* (*d*) ont pour effet de faire basculer la valve dorsale autour de la ligne d'articulation. A cet effet, ils s'insèrent sur la valve ventrale, en avant ou en arrière de l'impression des adducteurs, et vont s'insérer sur le processus car-

dinal de la valve dorsale, en arrière des fossettes cardinales;

3° Les muscles *ajusteurs* ou pédonculaires (*p*) contribuent à la formation du pédoncule; ils s'insèrent sur chacune des deux valves et sont par suite antagonistes les uns des autres; leur effet sera d'abaisser ou de relever l'ensemble de l'animal.

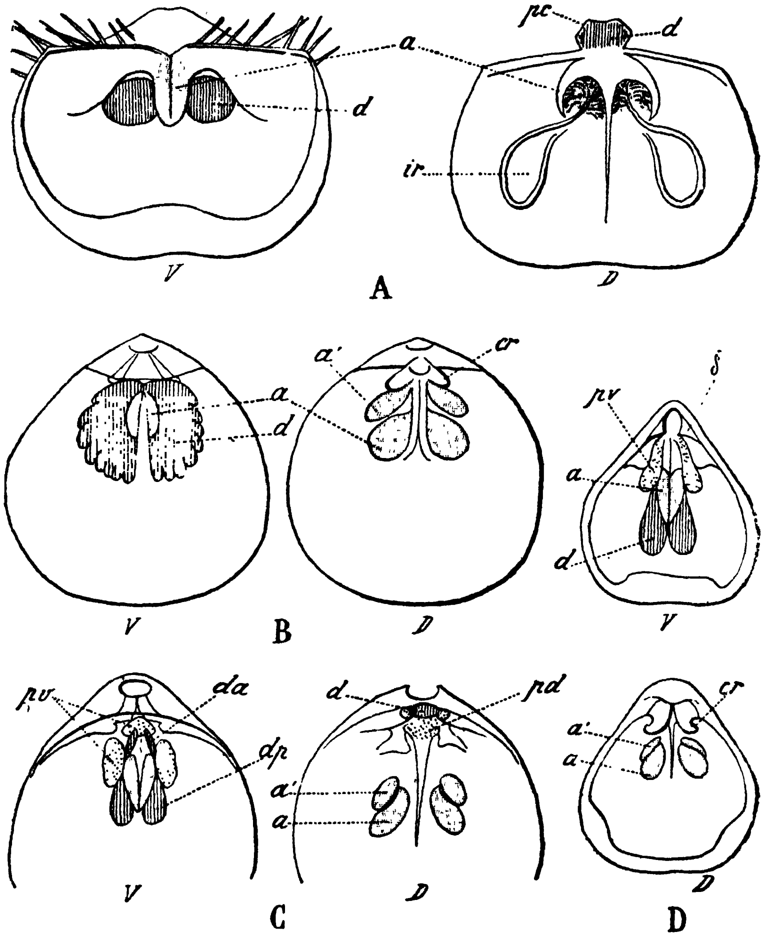


Fig. 206. — Impressions musculaires des Brachiopodes articulés. — A, *Productus;* B, *Orthis;* C, *Magellania;* D, *Rhynchonella*. — *V*, valve ventrale; *D*, valve dorsale; *a*, *a'*, adducteurs; *d*, diducteurs (*da*, diducteurs antérieurs; *dp*, diducteurs postérieurs); *pv*, pédonculaires ventraux; *pd*, pédonculaires dorsaux; *cr*, crura; *ir*, impressions réniformes.

Le cas le plus simple est réalisé chez les *Productidés* (fig. 206, A). Il existe 1 paire de muscles *adducteurs* normaux aux deux valves (*a*) et 1 paire de *diducteurs* (*d*); ces derniers s'insèrent sur la valve ventrale par une très large surface, et vont aboutir sur le processus cardinal en dehors de la

ligne d'articulation. Il est à remarquer que l'impression des diducteurs, sur la valve ventrale, est extérieure à celle des adducteurs. Ce rapport de position se retrouvera dans toute la série des Articulés.

Chez les *Orthisidés* (B), l'impression ventrale des diducteurs (*d*) entoure complètement celle des adducteurs (*a*) qui sont reportés un peu en avant. Sur la valve dorsale sont 2 paires d'impressions pour les adducteurs : ce caractère sera désormais constant.

Chez les *Spiriféridés*, les *Rhynchonellidés* et les *Térébratulidés*, la disposition des impressions n'offre que des différences de détail.

Chez *Magellania*, par exemple (fig. 206, C), les adducteurs (*a, a'*) déterminent sur la valve ventrale deux impressions rapprochées sur la ligne médiane. Ces deux muscles se portant vers la valve dorsale se divisent vers le milieu de leur longueur et s'insèrent chacun sur la valve dorsale par deux impressions distinctes, un peu écartées du plan médian. Les muscles *diducteurs* s'insèrent sur la valve ventrale par quatre impressions ; deux sont antérieures (*da*), et deux postérieures (*dp*) aux impressions des adducteurs. Ces muscles viennent se rejoindre de manière à former une seule impression (*d*) sur le processus cardinal de la valve dorsale, en arrière de la ligne d'articulation. Les muscles pédonculaires ventraux (*pv*) s'insèrent de chaque côté des diducteurs sur la face ventrale et arrivent à la partie dorsale du pédoncule. Il existe de plus un muscle pédonculaire médian qui s'insère en arrière, entre les dents cardinales. Les pédonculaires dorsaux (*pd*) s'insèrent à la partie médiane du plateau cardinal et aboutissent à la partie ventrale du pédoncule.

Bras. — Les *bras* des Brachiopodes, qu'on peut appeler plus exactement *appendices labiaux*, sont les organes les plus volumineux de ces animaux. Ils sont toujours au nombre de deux et symétriques. On peut les considérer comme des appendices charnus, tubulaires, généralement très allongés et enroulés en spirale conique. Chacun d'eux est creusé de deux canaux très inégaux, sans aucune communication, et présente de plus une gouttière longitudinale bordée d'une lèvre; dans cette gouttière sont implantés des *cirres* contractiles, très allongés.

Chez les *Inarticulés*, les bras sont libres dans toute leur étendue, et ne sont supportés par aucun appareil de soutien solide.

Chez les *Articulés*, il existe souvent un support calcaire plus ou moins développé inséré sur la valve dorsale, et sur lequel les bras sont disposés; mais la forme de cet appareil est bien loin d'être identique à celle des bras. Chez les Rhynchonelles, par exemple, l'appareil de soutien est réduit à deux courtes apophyses, partant de la région cardinale de la valve dorsale (fig. 207, 1); les bras au contraire sont très développés; chacun d'eux forme un long cône spiral, dont la portion terminale peut sortir hors de la coquille. Chez *Magellania*, chacun des bras vient d'abord en avant, puis passe en arrière en suivant les bandelettes de l'appareil apophysaire; puis chacun d'eux s'enroule en dedans en formant un cône spiral peu développé; les parties spirales symétriques sont reliées l'une à l'autre par une membrane. La même disposition se retrouve chez *Terebra-*

tulina où l'appareil brachial est encore moins développé.

Appareil brachial. — Pour étudier les variations de l'*appareil brachial*, nous suivrons l'ordre de complication croissante. Cet ordre ne concorde, comme nous allons le voir, ni avec l'ordre de succession phylogénétique, ni avec les données de l'ontogénie : mais il s'impose seulement comme procédé d'exposition.

Tout apparail calcaire de soutien pour les bras fait défaut chez les *Inarticulés*.

Parmi les *Articulés*, les *Productidés* et les *Orthisidés* ne présentent pas non plus d'appareil brachial ; il possèdent seulement, en général à la valve dorsale, un septum médian que nous retrouverons dans les autres groupes. Cependant chez ceux des Orthisidés que l'on réunit dans la sous-famille des Orthisinés, apparaissent deux apophyses lamellaires, plus ou moins développées, partant du plateau cardinal de la valve dorsale, et divergeant vers l'intérieur des valves. Ce sont les rudiments de l'appareil brachial, qu'on appelle *crura* (fig. 206, B, *cr*). Ces apophyses, très peu marquées chez *Orthis*, deviennent plus longues et se recourbent chez *Enteletes*. L'appareil brachial se réduit aussi à deux *crura* chez les Rhynchonellidés (fig. 207, 1).

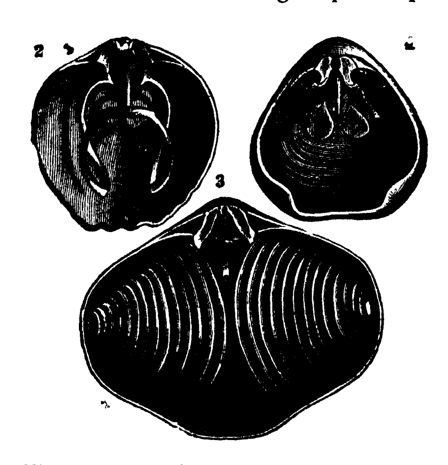


Fig. 207. — Principaux types d'appareil brachial. — 1, *Rhynchonella ;* 2, *Magellania ;* 3, *Athyris* (la bandelette transverse est peu marquée sur les figures).

Tous les Brachiopodes où l'appareil brachial présente un plus grand développement se répartissent en deux groupes, entre lesquels il n'existe pas d'intermédiaire.

Dans le premier cas l'appareil brachial a typiquement la forme d'une bandelette continue et symétrique (*Campylopegmata*).

Un cas de différenciation moyenne est fourni par les *Magellania* (fig. 207, 2) ; chacune des crura se prolonge par une bandelette qui se porte vers la région dorsale en suivant de loin le bord de la coquille, et se rapproche de la ligne médiane près du bord frontal : ces deux bandelettes sont dites *branches descendantes*. Chacune d'elles, avant d'atteindre le plan médian, se réfléchit du côté ventral en formant une *branche ascendante*. Puis

elle vient rejoindre sa congénère en formant une *bandelette transversale* vers le milieu de la coquille. La terminaison des *crura* est indiquée par la présence de pointes dirigées vers l'intérieur (*pointes crurales*, B).

Ce type moyen peut être simplifié par avortement des branches ascendantes : chez *Terebratula* (fig. 226, D), l'appareil est très court, et les branches descendantes s'unissent directement par une bandelette transverse. Chez les *Centronellidés*, famille paléozoique représentée par les genres *Centronella* Bill., *Leptocœlia*, Hall, *Rœnsselleria* Hall, les branches descendantes, plus développées, se soudent en formant une plaque élargie munie d'une crête médiane.

Les pointes crurales extrêmement développées chez *Megalanteris* peuvent prendre un développement tel qu'elles arrivent à se souder en une bande transversale appelée *bandelette crurale;* c'est ce qui arrive chez *Terebratulina* (fig. 226, B) : cette bandelette constitue avec le reste de l'appareil, qui n'est pas plus développé que chez *Terebratula*, un anneau complet. Plus souvent, il se développe le long des branches descendantes, au delà des pointes crurales, des expansions dirigées vers l'intérieur: ces apophyses existent chez *Magellania*, mais elles ne sont pas calcifiées. Souvent elles viennent se souder au septum médian, produisant ainsi une nouvelle bande transverse (*bandelette jugale*) bien développée chez *Terebratella* (fig. 225, A). Enfin chez *Kingena* la bandelette transverse elle-même vient se souder au septum médian.

Une série nouvelle est constituée par des formes où l'appareil brachial est constitué par une lamelle continue, fixée de distance en distance par des piliers sur la valve dorsale dont il suit le bord plus ou moins exactement : cette lamelle est simple chez *Cistela*, et sinueuse chez *Megathyris;* ces deux genres sont pourvus de pointes crurales (fig. 229, A).

Le second type d'appareil brachial, caractéristique des *Helicopegmata*, présente des modifications qui rappellent exactement celles du type précédent. Il en diffère par le fait que les branches descendantes, au lieu de venir se rejoindre sur la ligne médiane, restent indépendantes et s'enroulent de manière à former un cône spiral (fig. 207, 3). Les deux cônes ainsi produits sont en général divergents, mais parfois aussi les sommets se rapprochent du centre ou de la face dorsale (*Atrypidés*).

L'appareil ainsi constitué reste rarement aussi simple (*Reticularia*), ordinairement il se complique par l'adjonction d'une bandelette jugale située plus ou moins loin du bord cardinal (*Spi-*

rifer, *Atrypa*, etc.). Cette bandelette est indépendante des crura, qui peuvent envoyer vers l'intérieur des pointes très développées (*Nucleospira*). Mais des parties nouvelles, non représentées chez les *Campylopegmata*, peuvent aussi faire leur apparition : chez *Uncites*, la bandelette jugale présente une pointe médiane dirigée en avant. Au lieu d'une pointe, on en trouve deux chez *Bifida*, et chez *Whitfeldia* existe un long processus bilobé; chacune des deux branches s'accroît encore et se recourbe en arrière chez *Athyris*. Enfin les deux processus ainsi produits viennent se souder au processus médian de manière à former deux anneaux complets chez *Meristella*.

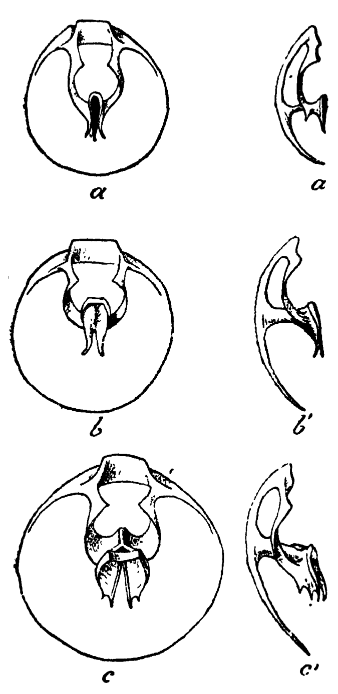


Fig. 208. — Développemement de l'appareil brachial de *Macandrewia cranium* Müll. (Friele).

Développement de l'appareil brachial. — Il semble naturel *à priori* de supposer que les formes compliquées d'appareil brachial dérivent de formes plus simples, par adjonction de parties nouvelles : l'étude du développement de l'appareil, qui a été suivie avec soin dans quelques types, montre qu'il n'en est pas ainsi.

Le premier type de développement est réalisé chez *Magellania* et les genres voisins, comme *Macandrewia* (fig. 208) :

1° Au stade le plus reculé qui ait été examiné (1m 1/2) l'appareil brachial se compose de deux branches descendantes, pourvues de pointes crurales, et s'unissant sur la ligne médiane en une plaque bilobée, cette plaque est réunie par un pilier à la valve dorsale. Ce stade est presque identique à celui qui est réalisé à l'état permanent chez *Centronella* (fig. 208, *a*);

2° La plaque centrale est creusée d'une gouttière; peu à peu cette gouttière se creusant davantage il se produit un pont à sa partie postérieure; en même temps les deux pointes postérieures de la plaque s'écartent de plus en plus. Ce stade rappelle celui qui est réalisé chez *Magas*, avec cette différence que dans ce dernier type la bandelette transverse est interrompue (*b*);

3° La plaque centrale grandit et ses deux lobes s'écartent de

plus en plus, en même temps que la bandelette transverse s'en détache : c'est le stade *Mühlfeldtia* (5 à 6 mm) *cc*;

4° L'ensemble de l'appareil se sépare du septum médian, et les deux moitiés de la plaque centrale ne sont plus soudées que dans la région postérieure. Chez les Térébratellidés, cette zone de soudure s'allonge en donnant la bandelette jugale. Le stade en question rappelle donc les *Terebratella*;

5° Enfin chez les *Magellania* la rupture de la plaque centrale se fait complètement, de telle sorte que les deux moitiés de l'appareil sont libres ; en même temps la sinuosité formée par les branches montantes et la bandelette transverse s'est accentuée.

Ce processus se fait très lentement, et les animaux commencent à se reproduire avant que l'évolution soit achevée.

On voit donc que les *Magellania* dépourvus de bandelettes jugales traversent tous les stades de différenciation réalisés chez les *Térébratellidés* qui en sont pourvus (1).

Les phénomènes du développement sont beaucoup plus simples

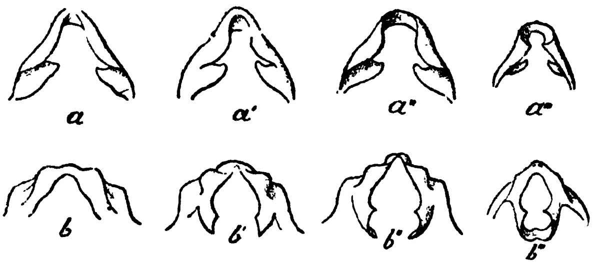


Fig. 209. — Développement de la région cardinale de *Terebratulina septentrionalis* Couth. (Morse). — *a-a'''*, valve ventrale ; *b-b''*, valve dorsale.

chez les *Terebratulina* (fig. 209). L'appareil apparaît assez tard, sous forme de crura qui ne tardent pas à présenter deux dents; les dents postérieures s'allongeant forment deux processus qui vont à la rencontre l'un de l'autre et se soudent en une bandelette transverse : c'est le stade *Terebratula*. Plus tard la bandelette crurale vient se fermer à son tour.

Ces faits très importants montrent dans quel sens a pu se produire l'évolution phylogénétique. Le stade primitif est réalisé chez *Terebratula* : ce type une fois constitué, ou bien la bandelette transverse reste simple, tandis que la bandelette crurale

(1) Dans un travail tout récent (1892) M. D.-P. Œhlert montre que ce parallélisme des formes transitoires de *Magellania* avec des formes éteintes n'est rigoureusement vrai que pour les espèces australes. Pour les formes septentrionales étudiées antérieurement, il faut tenir compte de différences de détail assez sensibles. (Voir la note à la fin du volume.)

se développe (*Terebratulina*), ou bien il se forme une plaque centrale (*Centronellidés*). Le développement de cette plaque produit le reste de l'appareil chez les *Térébratellidés* et par suite chez les *Magellaniidés*.

Embryogénie. — Les données acquises sur le développement embryogénique des Brachiopodes, quoique fort incomplètes, éclaircissent jusqu'à un certain point l'origine du groupe et mettent en lumière sa parenté avec les autres classes de Vers ciliés. Dans tous les genres observés, les larves passent par un stade où elles présentent 3 segments pourvus de faisceaux de soies rigides. A cet état, l'embryon a tout à fait l'aspect d'une larve d'Annélide. Le segment médian donne la plupart des organes. Le segment postérieur, par où se fixe la larve, donne le pédoncule. Le segment antérieur ou céphalique passera sur la face ventrale ; il portera la bouche, qui s'ouvre au centre d'un disque entouré de plusieurs cirres. A cet état, le jeune Brachiopode rappelle presque exactement les Bryozoaires entoproctes. Ce disque lobé et cilié, homologue du lophophore, en se développant latéralement, donne les bras spiraux.

La coquille apparaît de très bonne heure en même temps que la bouche et les cirres. Elle a au début une forme constante, caractéristique : la charnière est droite ou presque droite, les deux valves sont égales et allongées transversalement. Cette coquille embryonnaire ou *protegulum* a été retrouvée récemment par Beecher (1) dans un grand nombre des formes (fig. 210, *p*). Elle disparaît assez rapidement, surtout par suite du développement du sillon ou du foramen pédonculaire et du deltidium ; mais elle se voit pendant quelque temps au sommet des coquilles très jeunes.

Cette forme simple du protegulum persiste chez l'adulte chez *Kutorgina* Bill. (*K. cingulata*, Cambrien de Suède). Une espèce d'*Obolus* (*O. labradoricus*), pour laquelle Beecher a fait le genre *Paterina*, représente un stade plus avancé : la charnière fait un angle très ouvert; dans ces deux formes, les deux valves sont subégales (fig. 210, A). Beecher croit pouvoir conclure de ces faits que *Kutorgina* et *Paterina* sont les formes ancestrales de tout le groupe des Brachiopodes. Ces conclusions sont manifestement prématurées, car les caractères internes de la coquille sont inconnus ou mal connus. Les variations de la forme extérieure seule ne peuvent évidemment suffire pour établir un enchaînement phylogénétique. Les détails des recherches de Beecher ne sont pas encore publiées, et nous n'en connaissons encore qu'un résumé succinct; mais il semble que l'auteur se soit principalement attaché aux formes successives qu'a présentées la coquille au cours de son développement, formes accusées par la direction des stries d'accroissement. Néanmoins, tel qu'il nous est présenté, cet essai nous semble offrir un certain intérêt, bien que la classification à laquelle l'auteur a été amené soulève de légitimes critiques.

Chez les Lingulidés et les Obolidés, la ligne cardinale reste faiblement arquée, et la croissance de la coquille intervenant surtout aux bords latéraux et antérieurs n'enclôt pas le pédoncule. Les autres Brachiopodes passent par ce stade, et la jeune coquille de *Terebratulina*, en particulier, encore inarticulée, est très analogue à celle d'une Lingula adulte qu'elle rappelle par la longueur du pédoncule; mais la structure est différente dès l'origine.

Chez les *Discinidés* (fig. 210, B, C, D) la coquille, imperforée au début, s'accroît bien plus lentement en arrière qu'en avant ou sur les côtés. Ainsi apparaît une échancrure pédonculaire (fig. 210, D). atteignant le protegulum et qui se ferme plus tard en arrière. On voit sur la figure 210, E, que le stade *Paterina* subsiste longtemps pour la valve dorsale.

(1) Beecher, *Development of the Brachiopoda* (*American Journal of science*, 1891).

Au stade Linguloïde, chez *Terebratulina*, la valve ventrale déborde sur la valve dorsale, et l'ouverture pédonculaire est limitée à la fois par les deux valves (fig. 210, F, G). Plus tard, la croissance se fait beaucoup plus vite, pour la région postérieure, à la valve ventrale, qui acquiert un crochet, et embrasse complètement le foramen pédonculaire (Morse).

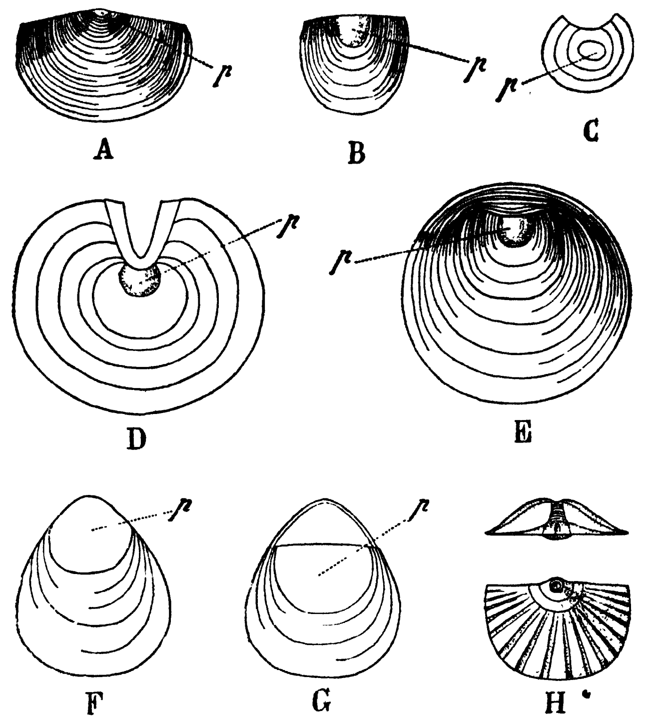


Fig. 210. — Développement de la coquille des Brachiopodes. — A, *Paterina* (*Kutorgina*) *labradorica* Bill. (valve dorsale). — B, *Orbiculoidea minuta* (valve dorsale) × 2 (stade *Paterina*); C, D, valve ventrale, avec ouverture pédonculaire; E, valve dorsale, stade plus avancé (discinoïde). — F, G, *Kraussina* (*Megerlia*) *Lamarckiana* Dav. très jeune; F, valve ventrale; G, valve dorsale, limitée en arrière par l'ouverture pédonculaire. — H, *Strophomena rhomboidalis* Dalm., valve ventrale; *p*, *protegulum* (coquille embryonnaire) (Beecher).

Le rudiment de l'appareil brachial apparaît chez *Terebratulina*. au stade linguloïde, après que les premiers cirres sont constitués : il est situé vers le milieu de la valve dorsale; les dents cardinales et les crura apparaissent plus tard.

Les Brachiopodes ont un développement postembryonnaire très retardé : l'appareil brachial se modifie après même que les animaux ont commencé à se reproduire. La forme extérieure varie aussi sensiblement pendant une longue période.

Classification.

L'index bibliographique qui fait suite à la grande Monographie de Davidson, contient environ 2,500 mémoires. On conçoit que nous soyons obligés de

laisser de côté un grand nombre de systèmes proposés pour la classification de ces animaux.

Le premier travail d'ensemble sur la question est celui de L. de Buch (1834), qui le premier a réussi à répartir les formes connues d'une manière méthodique. Il mettait à part les formes fixées par toute la surface d'une valve (Cranidés, etc.), et groupait les formes restantes suivant la disposition du pédoncule par rapport aux valves.

Deshayes établit la distinction fondamentale, admise encore aujourd'hui, en *Articulés* et *Inarticulés*.

Bientôt après, King (1846) attribua une importance de premier ordre a tous les caractères qui se rattachaient aux variations anatomiques, c'est-à-dire à l'appareil brachial, aux impressions musculaires, etc. Le travail capital est celui que Davidson a publié de 1851 à 1886 dans *Palæontological Society*. Davidson ayant étudié les parties internes d'un très grand nombre de formes, put établir une classification naturelle, fondée sur l'ensemble des caractères.

La plupart des familles qu'il a établies sont acceptées actuellement.

Plus récemment, Waagen a groupé ces familles dans chacun des deux sous-ordres, d'après les caractères généraux, et en particulier, en ce qui concerne les Articulés, d'après la forme des bras et de leur appareil de soutien. C'est cette classification que nous suivrons ici.

Enfin, tout récemment, Beecher (1891) a proposé une classification embryogénique fondée sur le développement de la coquille, et dont les preuves ne sont pas encore établies avec détail.

1er Ordre. — INARTICULÉS (*ECARDINA, PLEUROPYGIA, TETRENTERATA*).

Valves dépourvues de dents et pouvant seulement glisser l'une sur l'autre par l'action de muscles nombreux. Tube digestif s'ouvrant par un anus situe du côté droit.

Bras très développés, non soutenus par un appareil apophysaire distinct.

1er SOUS-ORDRE. — LINGULACES (*MESOKAULIA*).

Pédoncule passant entre les deux valves, où il détermine des dépressions peu marquées.

1re FAMILLE. — LINGULIDÉS.

Valves presque égales extérieurement, la valve ventrale dépassant un peu l'autre à l'extrémité postérieure. A l'intérieur, les impressions musculaires sont différentes sur les deux valves. Forme allongée, à bords écartés ou bien presque parallèles, l'extrémité postérieure ou pédonculaire est anguleuse, l'autre est tronquée. Test composé de couches alternativement cornées et calcaires, finement perforées.

Les Lingules doivent être considérées comme les formes les plus primitives des Brachiopodes aujourd'hui connues, ce qui ne veut pas dire que ce soient les plus inférieures en organi-

sation. C'est chez elles que la masse viscérale est le moins réduite par rapport à la grandeur totale du corps ; en particulier le tube digestif est bien développé et se recourbe en plusieurs anses et s'ouvre par un anus. Les bras sont entièrement libres, c'est-à-dire dépourvus d'appareil de soutien, mais ne peuvent pas sortir hors de la coquille. Celle-ci, en s'entre-bâillant par l'action des muscles glisseurs, laisse passer seulement les cirres qui bordent le tour des deux lobes du manteau.



Fig. 211. — Lingulidés. — A, *Lingula Lewisii* Sow. Bohémien (× 2). — B, *Lingula anatina* Brug. Actuel. Coquille avec le pédoncule (Davidson).

Le type des Lingules (fig. 211) s'est maintenu sans modification importante depuis l'époque paléozoïque la plus reculée.

Les premières couches fossilifères connues, les schistes à *Olenellus* du Cambrien inférieur du pays de Galles, de l'Amérique du Nord, de Suède, contiennent plusieurs espèces de *Lingulella : L. ferruginea* et *L. primæva* Hicks (Galles), *L. cœlata* Hall, etc., en Amérique.

Après l'apparition des *Lingulella* dans les couches de Caerfai du pays de Galles on trouve de nombreux représentants du genre *Lingula* dans les *Lingula-flags*. Dans tout le système Silurien, on ne compte pas moins de 150 espèces. Les Lingules décroissent en importance aussitôt après cette époque ; on ne compte plus que 34 espèces dans le Dévonien et 16 dans le Carbonifère. Mais le fait important consiste en ce que ce type si ancien a persisté jusqu'à l'époque actuelle : il en existe aujourd'hui une douzaine d'espèces dans les mers chaudes, à une faible profondeur. Cela constitue un argument important contre la théorie admise quelque temps de l'émigration des formes paléozoïques dans les grandes profondeurs.

Chez *Lingulella* Salter les deux valves sont un peu plus inégales que chez *Lingula* et moins allongées ; une faible échancrure

marque le passage du pédoncule; les impressions musculaires sont un peu différentes. Dans *Lingulepis* Hall apparaît un septum médian faiblement marqué. Ces deux genres (Cambrien) montrent l'apparition de caractères qui seront plus marqués dans la famille suivante.

2e FAMILLE. — OBOLIDÉS.

Coquille arrondie, inéquivalve. La valve ventrale déborde sur l'autre par un bord cardinal épaissi, montrant une sorte d'area striée où se voit nettement la gouttière qui loge le pédoncule. La valve dorsale a une pseudo-area plus étroite. Les muscles adducteurs postérieurs se rapprochent du centre, et sont séparés par un septum peu saillant, sur la valve ventrale et dorsale.

Obolus Eichw. Silurien (fig. 212).

Obolella Bill. Cambrien-Silurien. Area et septum peu marqués à la valve dorsale. Plusieurs espèces dès le Cambrien inférieur.

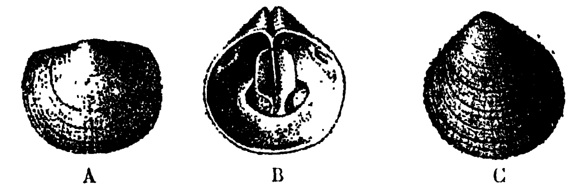


Fig. 212. — *Obolus Apollinis* Eichw. Ordovicien Saint-Pétersbourg. — A, valve dorsale, vue externe; B, valve ventrale, vue interne; C, valve ventrale, vue externe (Davidson).

Neobolus Waagen (Carbonifère) présente à la valve dorsale un fort épaississement cardinal.

Lakhmina Œhlert (Carbonifère) est un type remarquable par la présence, à la valve ventrale, d'une large plaque médiane supportée par le septum (*L. linguloïdes* Waagen).

3e FAMILLE. — TRIMÉRELLIDÉS.

Le développement considérable de la plaque médiane, symétrique, doublant intérieurement la coquille, est le caractère essentiel des Trimérellidés. De plus, la région cardinale continue à s'épaissir et présente, à la valve ventrale, un long crochet triangulaire, non recourbé, avec une large area striée et un pseudo-deltidium (fig. 213).

Dinobolus Hall (Ordovicien) fait à cet égard la transition aux Obolidés. Le crochet est encore peu développé, et porte une courte area triangulaire. Les impressions des adducteurs mé-

dians sur la valve dorsale sont très rapprochées et portées par une plaque trilobée; la plaque correspondante est multilobée sur la face ventrale.

Monomerella Bill. est remarquable par l'allongement de son crochet cardinal (Silurien supérieur).

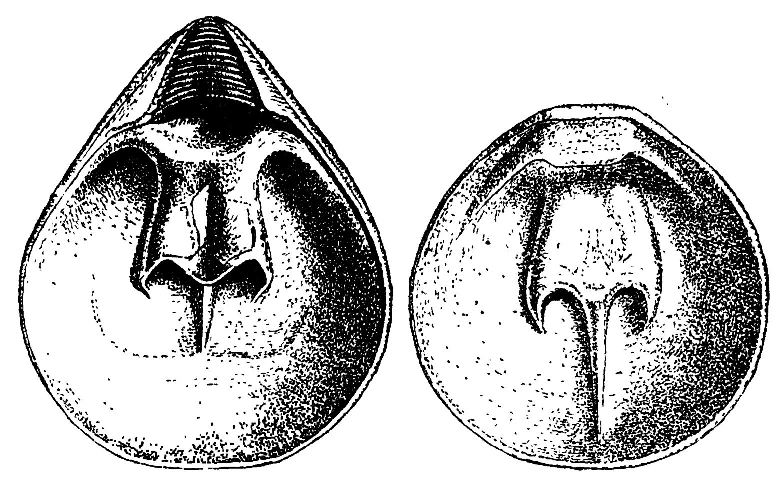


Fig. 213. — *Trimerella Lindströmi* Dall. Bohémien. Gotland (Lindström).

Chez *Trimerella* Bill. la plaque centrale de la valve ventrale se replie sur ses bords de manière à circonscrire deux cavités tubulaires. Dans ce genre, on voit pour la première fois apparaître, sur les côtés du bord cardinal épaissi, deux dents peu développées qui constituent un appareil articulaire rudimentaire.

2e SOUS-ORDRE. — DISCINACÉS (*DAIKAULIA*).

Pédoncule passant, à l'état adulte, par un foramen de la valve ventrale.

D'après Beecher, la coquille embryonnaire des Discinidés serait simplement échancrée à sa valve dorsale; peu à peu cette incision se rétrécirait à sa partie distale et se fermerait ensuite de manière à constituer une perforation ovale ou très allongée.

1re FAMILLE. — DISCINIDÉS.

Test orbiculaire, valve dorsale conique, très surbaissée, imperforée; valve ventrale percée d'un foramen (fig. 205, D). Les Discinidés se rencontrent avec les Lingulidés dans le Cambrien inférieur à *Olenellus* (*D. caerfaiensis* Hicks dans le pays

de Galles); dans le Silurien ils comptent une centaine d'espèces et sont encore représentés à l'époque actuelle. Ils habitent aussi en général les eaux peu profondes; une espèce cependant (*Discina atlantica*) a été trouvée à 2,400 brasses.

2e FAMILLE. — SIPHONOTRÉTIDÉS.

Cette famille se distingue de la précédente par le grand développement du sommet de la valve ventrale : l'accroissement au

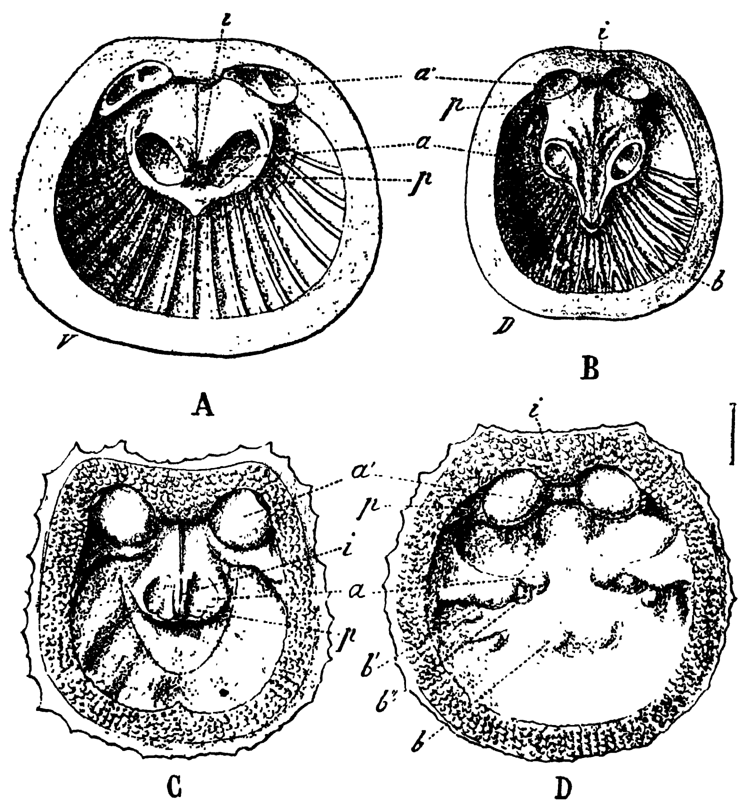


Fig. 214. — A, B, *Crania* (*Pseudocrania*) *divaricata* M'Coy. Ordovicien (Irlande et pays de Galles) (Davidson). — C, D, *Crania* (*Ancistrocrania*) *Ignabergensis* Retzius, Danien, Ignaberga (exemplaires du Muséum). (Pour les lettres, voir fig. 205, E.)

lieu de se produire concentriquement, comme dans les Discines, produit un crochet postérieur, qui est perforé par un foramen peu développé, et la coquille a une forme ovale.

Chez *Siphonotreta* de Vern. (Ordovicien) le crochet est droit : au contraire, chez *Acrotreta* Kut. (Cambrien, Silurien) il est

recourbé, et très développé, pour les deux valves; la valve ventrale présente une vaste area triangulaire; le foramen est très réduit.

3e SOUS-ORDRE. — CRANIACÉS (*GASTEROPEGMATA*).

Brachiopodes dépourvus de pédoncule, fixés en général par la valve ventrale.

Structure du test et impressions musculaires très spéciales (voir plus haut, pages 406 et 409).

1re FAMILLE. — CRANIIDÉS.

Les Craniidés sont des Brachiopodes tout à fait aberrants qu'il est difficile de rattacher à toute autre famille de Brachiopodes. Les deux valves sont très dissemblables (fig. 214). La valve ventrale, fixée en général par toute son étendue, est libre chez *Pseudocrania* M' Coy; elle n'a ni crochet, ni sillon; son bord postérieur se différencie en pseudo-area triangulaire peu développée. Les impressions musculaires et palléale sont profondément marquées. Le test est très épais, et la surface de jonction des deux valves est une large bande marginale. *Crania* Retz. existe depuis le Silurien moyen jusqu'à l'époque actuelle. Maximum dans le Crétacé.

2e Ordre. — ARTICULÉS (*TESTICARDINA*, *APYGIA*, *CLISTENTERATA*).

Brachiopodes dépourvus d'anus; test calcaire. Valves articulées au moyen de dents cardinales de la valve ventrale, s'insérant dans des fossettes correspondantes de la valve dorsale.

A certains égards, les Articulés ont une organisation plus simple que les Inarticulés; le tube digestif, en particulier, est plus réduit et ne s'ouvre à l'extérieur que par un seul orifice, et la masse viscérale tout entière occupe un espace proportionnellement plus restreint. Le mode tout différent de réunion des deux valves est en connexion avec une réduction de l'appareil musculaire. Inversement, dans plusieurs familles, les bras prennent un très grand développement et peuvent être supportés par un appareil calcaire qui peut atteindre un certain degré de complication.

Les Articulés sont très anciens, et plusieurs familles très différenciées sont représentées dans le Cambrien. Si donc les Articulés dérivent des Inarticulés, comme semble le montrer l'ana-

tomie comparée; l'évolution à dû se produire à une époque encore plus reculée.

1er SOUS-ORDRE. — PRODUCTACÉS (*APHANEROPEGMATA*).

Articulés dépourvus d'appareil apophysaire distinct.

Ce groupe complètement éteint, et limité à la période paléozoïque, renferme les formes les plus voisines des Inarticulés.

1re FAMILLE. — ORTHISIDÉS.

Coquille entièrement calcaire, à ligne cardinale droite, à crochet recourbé, généralement accompagné de chaque côté d'une area. La valve ventrale, pourvue d'un pseudo-deltidium

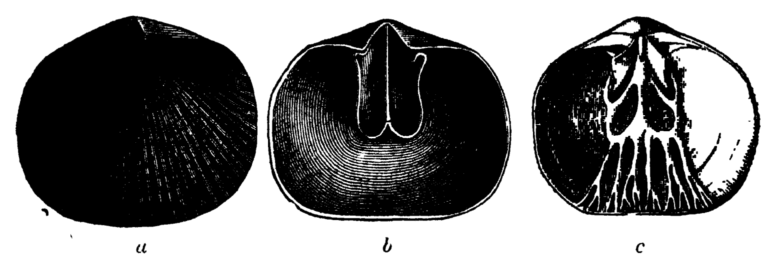


Fig. 215. — *Orthis striatula* Schl. Dévonien de l'Eifel : *a*, vu extérieurement; *b*, intérieur de la valve ventrale ; *c*, intérieur de la valve dorsale.

(fig. 215, C), porte deux dents cardinales. La valve dorsale porte un processus cardinal saillant.

La structure du test est assez variable : elle est ordinairement poreuse ; les perforations sont normales à la surface chez *Orthis*, obliques dans la plupart des autres genres, et le test est même parfois fibrillaire. Les dents et les fossettes cardinales, que nous avons vues apparaître chez les Trimérellidés, sont ici plus développées. De plus, dans une série de formes qui constitue la sous-famille des *Orthisinés*, on voit apparaître pour la première fois deux courtes apophyses brachiales ou *crura* (fig. 206, B, *cr*). Ces apophyses n'existent pas chez les *Strophoméninés*, qui à cet égard se rapprochent davantage des Inarticulés.

Les Strophoméninés (fig. 216), caractérisés par la longueur de la ligne cardinale, l'absence de pseudo-deltidium et de crura, et le développement du processus cardinal, sont très répandus dans le Silurien et le Dévonien; ils arrivent jusque dans le Permien. La valve dorsale est plane ou concave, la valve ventrale peu bombée, de sorte que l'espace compris entre elles est très

réduit. Les canaux du test sont obliques à la surface. Les genres principaux, *Strophomena* Bv., *Leptæna* Dalm. (Silurien-Carbonifère) diffèrent principalement par les caractères de l'intérieur des valves.

Streptorhynchus King (Silurien-Permien) est remarquable par le grand développement du crochet.

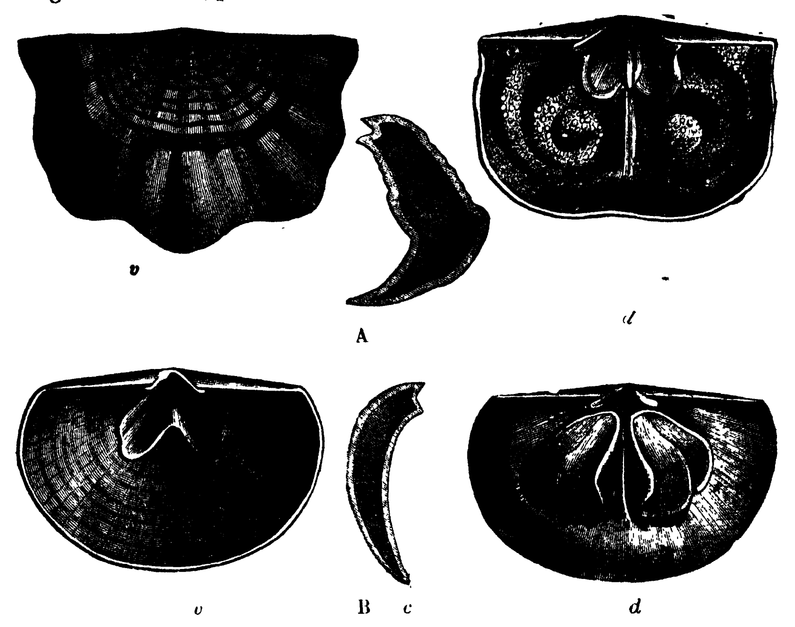


Fig. 216. — Strophoméninés. — A, *Strophomena rhomboidalis* Walh. Bohémien, Gotland. — B, *Leptæna sericea* Sow. Silurien d'Angleterre. — *d*, valve dorsale, *v*, valve ventrale ; *c*, coupe (Davidson).

Chez les Orthisinés il existe des crura plus ou moins développés ; la ligne cardinale est plus courte que le plus grand diamètre transversal de la coquille. La fente pseudo-deltidiale est largement ouverte.

Orthis Dalman est l'une des formes les plus répandues dans les terrains paléozoïques : il est déjà représenté dans le Cambrien inférieur d'Amérique, et ne comprend pas moins de 400 espèces dans le Silurien. Le genre *Platystrophia* King, aussi très abondant, se reconnaît à l'existence d'un large pli médian qui intéresse à la fois les deux valves. Nous retrouverons ce caractère chez les Rhynchonelles.

Clitambonites Pand. (*Orthisina* d'Orb.) est remarquable par le grand développement des areas des deux valves et celui du pseudo-deltidium. Cambrien inférieur. — Ordovicien.

2e FAMILLE. — PRODUCTIDÉS.

Charnière longue et droite; valve ventrale, bombée, valve supérieure plane ou concave. L'un des caractères les plus importants est la présence de longues épines creuses fermées à leur extrémité, qui se trouvent tantôt sur toute la surface des deux valves, tantôt seulement dans le voisinage de la charnière. Ces productions doivent être considérées comme le prolongement de canaux du test, dont le bord des pores se serait développé démesurément. L'intérieur de la petite valve présente un caractère tout à fait spécial, c'est l'existence d'impressions saillantes, assez éloignées de la ligne médiane et appelées impressions réniformes. Elles sont limitées par un petit bourrelet saillant. Leur surface lisse et polie contraste avec l'aspect rugueux du reste de la valve (fig. 205, D, *ir;* 217, C et 218, A). Leur rôle est inconnu. La valve dorsale porte un septum médian bien accusé; enfin les impressions spirales des bras sont parfois visibles sur les deux valves.

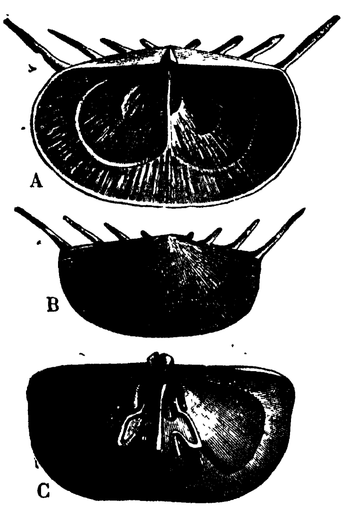


Fig. 217. — A, *Chonetes sarcinulata* Schl Silurien, valve ventrale. — B, valve dorsale. — C, *C. striatella* Dalm. Bohémien, Gotland (Davidson).

Les genres *Chonetes* F. v. W. et *Strophalosia* King constituent la sous-famille des Chonétinés (fig. 217). Ce sont les types les plus voisins des Orthisidés. Ils s'en rapprochent par la présence d'une area et d'un pseudo-deltidium. Les dents sont bien développées.

Chez *Chonetes* (Silurien-Carbonifère) les épines ne se trouvent que le long du bord cardinal, tandis que chez *Strophalosia* (Dévonien-Permien) la surface tout entière est couverte d'épines.

Productus Sow., type de la sous-famille des Productinés (fig. 218), est extrêmement répandu dans le Carbonifère. Il va du Dévonien au Permien. L'area est linéaire ou nulle et les dents sont peu développées. Au contraire le plateau cardinal et les impressions réniformes sont très marquées. La valve ventrale, très bombée, avec un pli médian, se recourbe au-dessus de la

valve dorsale plane ou concave. Dans une espèce curieuse

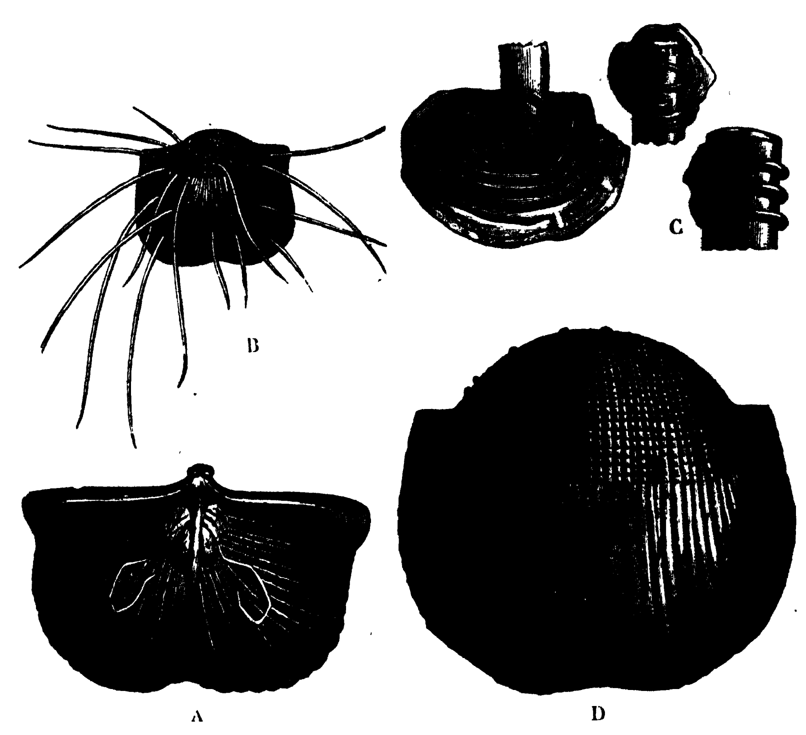


Fig. 218. — *Productus*. — A, Intérieur de la petite valve de *Productus horridus* Sow. (DAVIDSON). — B, *P. horridus* Zechstein (RÖMER). — C, *P. complectens* Eth. Carbonifère d'Angleterre (ETHERIDGE). — D, *P. semireticulatus* Mart. Zechstein (RÖMER).

(*P. complectens* Eth.) les épines se recourbent et servent de crampons pour fixer l'animal à un corps cylindrique étranger.

2e SOUS-ORDRE. — SPIRIFÉRACÉS (*HELICOPEGMATA*).

Bras soutenus par un appareil apophysaire calcaire formé de 2 spirales symétriques.

1re FAMILLE. — SPIRIFÉRIDÉS.

Appareil brachial formé de deux cônes spiraux divergents, le sommet des cônes étant voisin du bord de la coquille.

La complication des parties qui réunissent les branches descendantes de l'appareil brachial permet d'établir dans cette famille étendue des coupures nécessaires.

1° Chez les SPIRIFÉRINÉS les deux branches descendantes sont libres ou bien réunies par une bandelette jugale simple (fig. 219).

Le genre *Spirifer* Sow. (sens. str.) (Silurien — Carbonifère) est

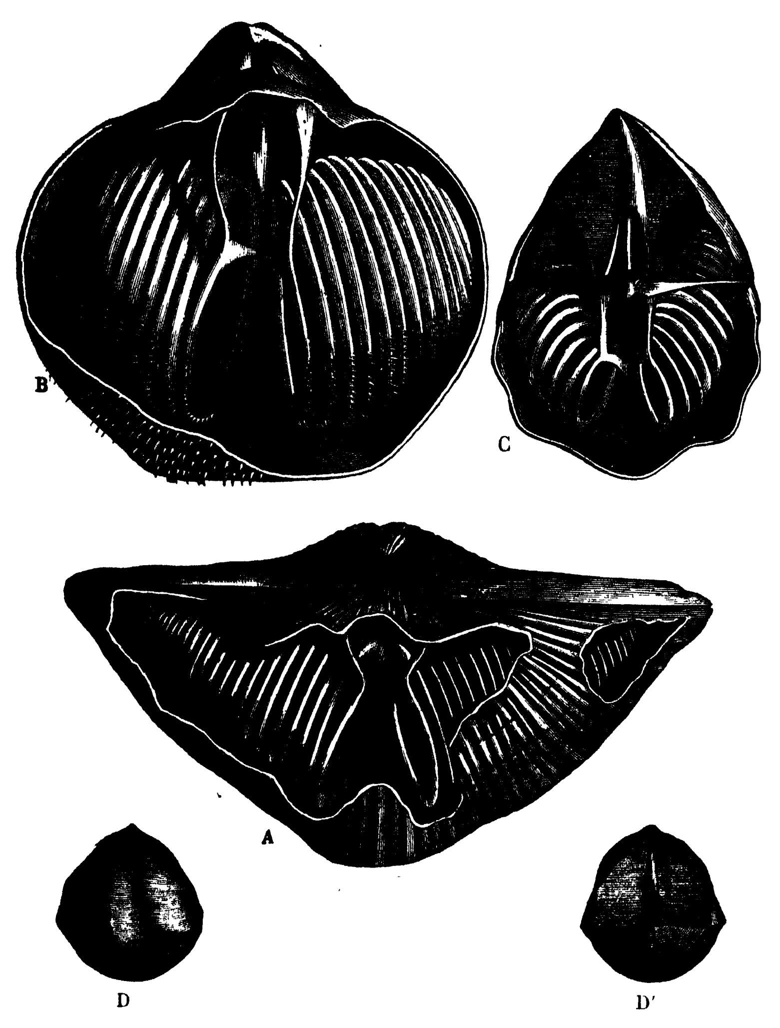


Fig. 219. — Spiriférinés. — A, *Spirifer striatus* Mart. Carbonifère d'Angleterre. — B, *Spiriferina rostrata* Sow. Lias d'Angleterre. — C, *Cyrtina heteroclita* Defr. Dévonien d'Angleterre. — D, *Cyrtia exporrecta* Dalm. Bohémien de Gotland, côté antérieur. — D', id., côté postérieur (DAVIDSON).

particulièrement abondant dans le Dévonien. Il se reconnaît à la longueur extrême de la ligne cardinale qui est droite; l'area cardinale, triangulaire, est pourvue d'un large pseudo-deltidium.

Dans le sous-genre *Syringothyris* Winchell (*S. cuspidatus* Martin) et chez *Cyrtia* Dalman (Silurien — Carbonifère) l'area ventrale devient presque aussi haute que tout le reste de la coquille. Chez *Martinia* M' Coy (Carbonifère) la ligne cardinale se raccourcit, et la forme générale est plus arrondie. Enfin *Spiriferina* d'Orb. est subcirculaire, et la ligne cardinale est courbe (Jurassique).

2° La sous-famille des Nucléospirinés se distingue par le fait que la bandelette jugale présente un processus médian dirigé en arrière. Certains Nucléospiridés ressemblent tellement par leur aspect extérieur aux Térébratules que parfois le même nom d'espèce a été donné à des fossiles appartenant à chacune des

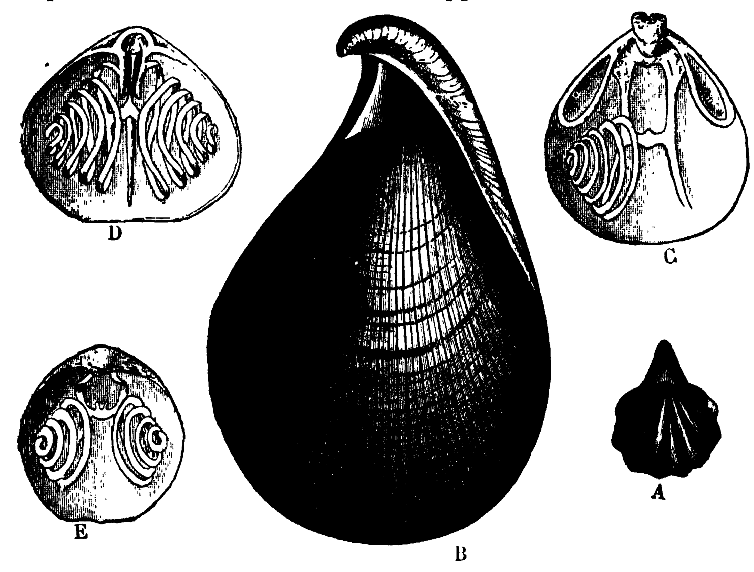


Fig. 220. — Nucléospirinés. — A, *Retzia trigonella* Schl. Muschelkalk. — B, C, *Uncites gryphus* Schloth. Dévonien. — D, *Nucleospira pisum* Sow. Silurien. — E, *Bifida lepida* Goldf. Eifélien (Davidson).

deux familles. C'est ainsi que *Retzia trigonella* (fig. 220, A) du Muschelkalk, se distingue à peine extérieurement de *Magellania trigonella* du Jurassique supérieur. Mais, contrairement à l'opinion de Neumayr, il est impossible de déduire de ce fait une relation de parenté entre les deux groupes. La forme de l'appareil apophysaire montre en effet que la disposition des bras était bien différente, et il n'est pas possible de supposer que par un arrêt de la calcification, l'appareil spiral des Nucléospirinés ait donné naissance à l'appareil en bandelette des *Magellania*. Chez les Nucléospirinés, la forme de la coquille est orbiculaire ou ovale; la charnière est courbe.

Nucleospira Hall (Silurien — Dévonien) a un très petit foramen, situé sous le crochet. Chez *Retzia* King (Silurien supérieur — Carbonifère inférieur), le foramen, plus étendu, perfore le crochet. Enfin *Uncites* Defr. (fig. 220, B) se distingue par le grand développement du crochet de la valve ventrale (Dévonien).

3° Chez les ATHYRINÉS (fig. 221) le processus médian de la bandelette jugale se développe davantage et se bifurque.

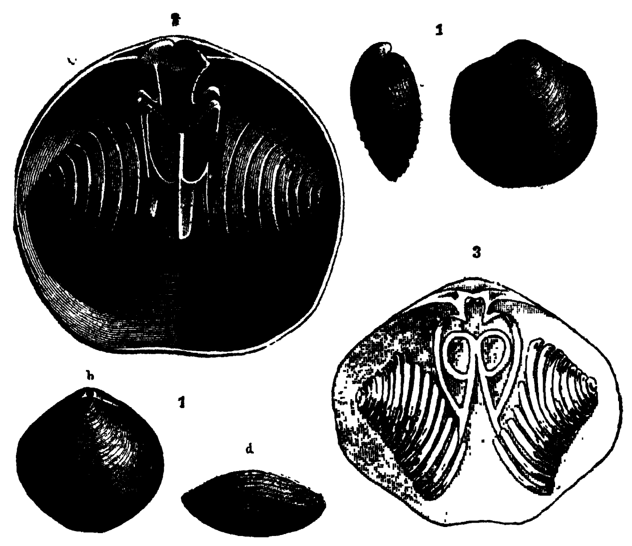


Fig. 221. — Athyrinés. — 1, 2, *Athyris concentrica* v. Buch. Dévonien du Rhin. — 3, *Merista herculea* Barr. Dévonien ? (F_2) (DAVIDSON).

Ce stade reste permanent chez *Bifida* Davids. (Dévonien). Mais chez *Athyris* M'Coy (Silurien — Infra-Lias), les deux branches s'allongent davantage et se replient en avant en suivant la direction des apophyses descendantes. Enfin chez *Merista* Suess (Silurien, Dévonien), chacune de ces branches revient se souder à l'une des moitiés de la bandelette jugale de manière à former de chaque côté une boucle fermée.

2e FAMILLE — ATRYPIDÉS.

Les cônes spiraux sont convergents. Les branches descendantes de l'appareil branchal s'écartent rapidement l'une de l'autre et se rapprochent ensuite en décrivant les cônes spiraux, dont les sommets sont ainsi rapprochés du centre (fig. 222). Exceptionnellement chez *Dayia* Davids. (Silurien) les sommets des cônes sont écartés et reportés vers la face dorsale.

Atrypa Dalman (fig. 222, 1,2) est caractérisé par le fait que les cônes spiraux convergent vers la valve dorsale. Bandelette jugale située dans la région cardinale. *Atrypa reticularis*, reconnaissable aux ornements réticulés de la surface, est l'un des fossiles les plus abondants du Dévonien. Son aire de répartition est pour ainsi dire universelle.

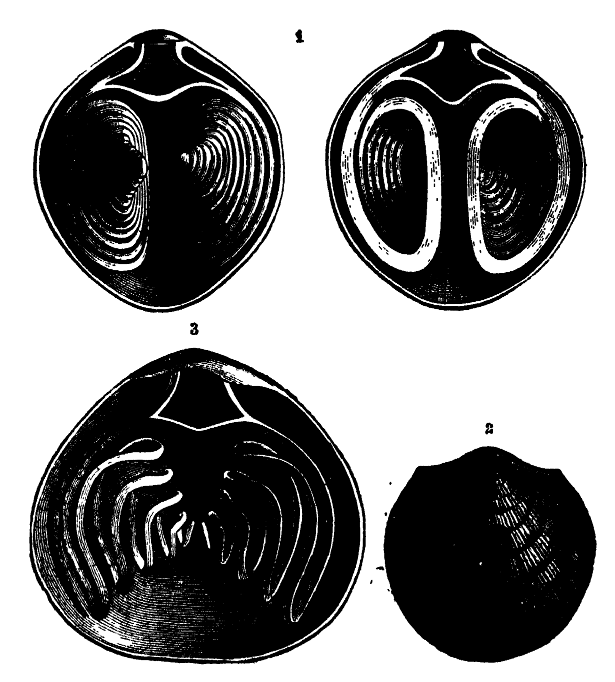


Fig. 222. — Atrypidés. — 1, 2, *Atrypa reticularis* L. Dévonien. — 3, *Glassia obovata* Sow. Bohémien d'Angleterre (DAVIDSON).

Chez *Zygospira* Hall. (Silurien) la bandelette jugale est située beaucoup plus en avant. Enfin, chez *Glassia* Davidson, les cônes spiraux convergent au centre de la coquille (fig. 222, 3).

3e FAMILLE. — KONINCKINIDÉS.

Les genres *Koninckina* Suess, *Davidsonia* Bouch.-Chant. (Dévonien), *Koninckella* M.-Ch. (Lias) ressemblent extérieurement aux Strophoménidés avec lesquels ils ont été parfois confondus; mais il existe des dents cardinales. Les bras spiraux ont laissé sur les deux valves des impressions en creux, peu marquées. L'appareil branchial n'est calcifié que chez *Koninckella* où il se compose, pour chaque cône, de deux lamelles superposées; la

plus large, située ventralement porte de longues épines.

Les affinités des Koninckinidés sont encore douteuses, et il n'est pas prouvé que le groupe soit homogène.

3e SOUS-ORDRE. — TÉRÉBRATULACÉS (*CAMPYLOPEGMATA*).

Appareil brachial réduit à deux crura, ou bien formé d'une bandelette continue, non spirée.

1re FAMILLE. — RHYNCHONELLIDÉS.

Appareil brachial formé de deux apophyses courtes, recourbées (*crura*) où s'insèrent les bras ; ceux-ci forment deux longs

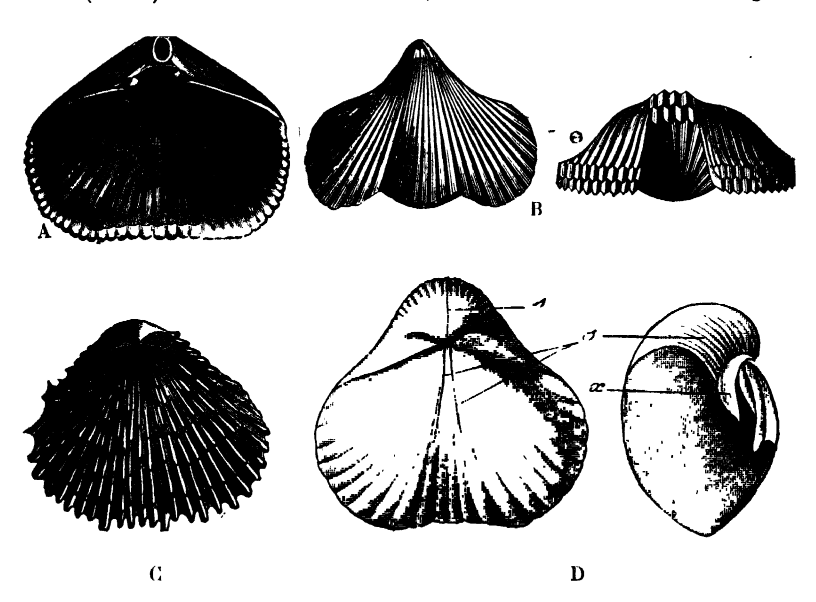


Fig. 223. — Rhynchonellidés. — A, *Rhynchonella dimidiata*, Sow. Cénomanien de Saxe. — B, *Rhynchonella vespertilio* Brocc. Sénonien inférieur. — C, *R.* (*Acanthotyris*) *spinosa* Schl. Bathonien — D, *Conchidium galeatum* Dalm. Dévonien.

cônes spiraux, à sommet antérieur, complètement libres et pouvant sortir de la coquille. Valves très bombées, présentant un fort pli médian ; ligne cardinale courbe. Ouverture pédonculaire située au-dessous du crochet.

Rhynchonella F. v. W. (fig. 223) est le genre de Brachiopodes le plus riche en espèces (plus de 500) et le plus abondant en individus. La variabilité de la forme extérieure est très grande et des individus très dissemblables sont reliés par des transitions

tellement ménagées que la notion d'espèce doit être prise dans un sens très large. Les Rhynchonelles apparaissent dans le Silurien moyen (*Rh. dentata* Hall). Elles sont très abondantes dans le Dévonien, mais prennent un développement extrême dans le Jurassique. Elles décroissent graduellement à partir de cette période et il n'en existe plus actuellement que peu d'espèces.

Stenoschisma Conr. (*Camarophoria* King) (Dévonien — *Permien*) rappelle beaucoup les Rhynchonelles par sa forme extérieure; mais à l'intérieur de la grande valve existent deux plaques dentales qui se réunissent sur la ligne médiane en déterminant une sorte de cuilleron (*auget*) qui se soude au septum médian.

Ce caractère devient plus prononcé chez *Conchidium* L. (*Pentamerus* Sow.) (Silurien — Carbonifère, fig. 223, D). Ici les deux plaques dentales (x) ainsi que le septum médian (s) sont extrêmement développés. Le crochet des deux valves, parfois peu développé dans des formes qui ressemblent beaucoup aux Rhynchonelles (*C. Verneuili* Hall), devient au contraire très saillant et très recourbé chez *C. Knightii* Sow., *C. galeatum* Dalm. (fig. 223, D), etc.

2e FAMILLE. — TÉRÉBRATULIDÉS.

Davidson a réuni dans cette famille toutes les formes où l'appareil brachial est formé d'une lamelle continue libre dans la coquille et non contournée en spirale. Malgré sa grande extension, ce groupe est naturel, car les divers types se relient graduellement les uns aux autres. La coquille est toujours ponctuée et le crochet est perforé par l'ouverture pédonculaire. La forme générale est allongée, ovale, acuminée au sommet, et la ligne cardinale est courbe.

Les genres, dont la délimitation a souvent varié, sont déterminés par la constitution de l'appareil brachial; les sous-genres sont déterminés par les caractères moins importants.

Magellania Bayle (*Waldheimia* King). Appareil brachial très long (fig. 207, 2); les branches descendantes portent à leur naissance un processus aigu; arrivées près du bord frontal elles reviennent en arrière, et se rejoignent par une bandelette transverse. Septum médian bien accusé. La coquille est lisse ou faiblement plissée. Ce genre important va du Lias à l'époque actuelle (*M. flavescens* Lk. Actuel). Le sous-genre *Eudesia* King est caractérisé par la présence de fortes plaques dentales à la valve ventrale. La surface des valves présente de nombreux plis étroits (*E. cardium* Lk. Bathonien, fig. 224, A). *Zelleria* Bayle comprend au contraire des formes lisses et très allon-

gées, où les plis, quand ils existent, n'intéressent que le bord frontal des valves (Jurassique-Tertiaire inférieur). Ex. : *Z. numismalis* Lk. Muschelkalk ; *Z. digona* Sow. Bathonien (fig. 224, B).

Chez *Terebratella* d'Orb. (fig. 225), les branches descendantes des apophyses brachiales sont reliées au septum médian par des apophyses jugales (Lias-Actuel). Ex. : *T. Menardi* Lk. Aptien (fig. 225, A, B), *T. dorsata* Lk. Actuel).

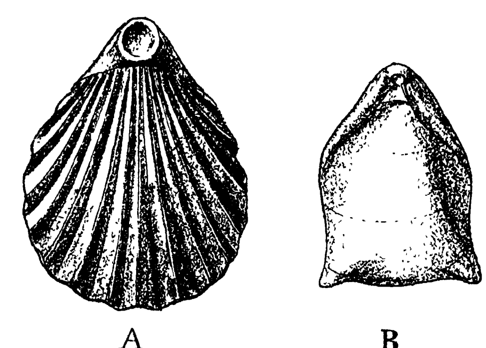


Fig. 224. — A, *Eudesia cardium* Lk. Bathonien. — B, *Zelleria digona* Sow. Bathonien.

A ce genre se rattachent des formes qui diffèrent par des caractères extérieurs : L'area devient très haute chez *Trigonosemus* Kœnig (Crétacé). *Lyra* Cumb. (*Terebrirostra* d'Orb.) se distingue par le développement extrême du crochet.

Ici se placent les genres *Magas* Sow. (E), *Mühlfeldia* Bayle (*Megerlia* King) (Jurassique-Actuel), *Ismenia* King (Jurassique), qui correspondent, comme nous l'avons vu plus haut, aux stades

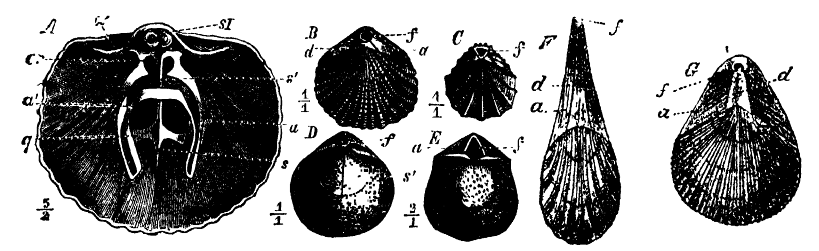


Fig. 225. — *Terebratella*. — A, B, *T. Menardi* Lk. Cénomanien. — A. Intérieur de la valve dorsale. — C, *Mühlfeldia pectunculus* Schl. Kimmeridgien. — D, *Kingena lima* Defr. Sénonien d'Angleterre. — E, *Magas pumilus* Sow. Sénonien. — F, *Lyra lyra* d'Orb. Maestrichtien. — G, *Trigonosemus elegans* Kœnig, Sénonien (Davidson).

réalisés à l'état temporaire dans le cours du développement de *Terebratella*.

Chez *Terebratula* [Llhwyd] King s. str. (fig. 226) l'appareil brachial est considérablement simplifié : il est très court et n'atteint pas le milieu de la coquille ; le septum médian a disparu ; les branches descendantes sont directement réunies par une bandelette transverse, sans interposition de branches mon-

tantes. Les pointes crurales sont libres. La coquille est lisse et présente simplement deux forts plis. Ce genre, très répandu du Dévonien à l'époque actuelle, se relie aux *Magellania* par le genre *Dielasma* King (Silurien-Trias), où l'appareil est plus développé; il présente des branches montantes assez courtes; de plus, la valve ventrale porte deux cloisons rostrales qui, chez certains *Terebratula* (*Cœnothyris vulgaris* Schl.) (fig. 226, E, F), existent aussi dans le jeune âge et disparaissent graduellement.

Pygope Link (G, H, I), est un sous-genre intéressant par la

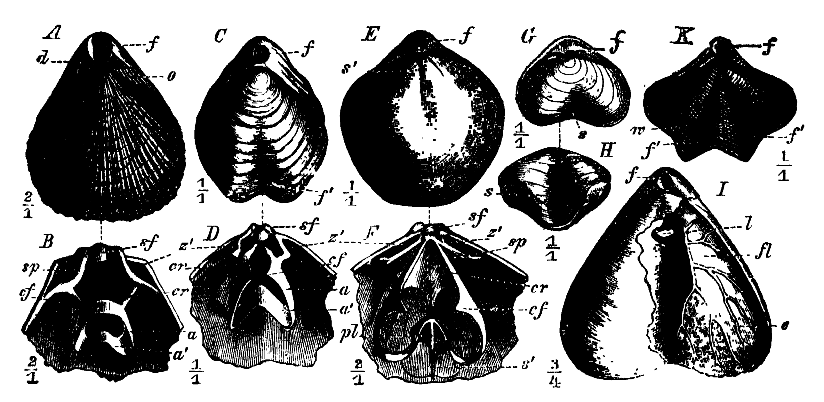


Fig. 226. — Térébratulinés. — A, B, *Terebratulina gracilis* Schl. Sénonien, Douvres. — C, D, *Terebratula biplicata* Sow. Cénomanien, Warminster. — E, F, *Cœnothyris vulgaris* Schl. Muschelkalk, Recoaro. — G, H, *Pygope Aspasia* Meneg. Lias de Sicile. — I, *Pygope diphya* Col. Tithonique de Trente. — K, *Terebratula* (*Dictyothyris*) *coarctata* Park. Bathonien. Valve dorsale, appareil brachial; *a*, branche descendante; *a'*, branche ascendante; *cf*, pointe crurale; *cr*, crura; *pl*, plaque médiane; *sf*, plateau cardinal; *e*, impression vasculaire; *fl*, ailes; *f'*, plis; *l*, perforation médiane; *o*, oreille; *s*, sinus; *s'*, sillon médian; *sf*, plateau cardinal; *ro*, bourrelet; *z'*, fossette articulaire. Valve ventrale : *d*, deltidium; *f*, foramen pédonculaire (Emprunté à STEINMANN).

présence à l'état adulte d'une perforation qui intéresse à la fois les deux valves. Elle provient simplement de la soudure de deux lobes latéraux, qui s'accroissent bien plus vite que la région médiane et viennent se réunir sur la ligne médiane (fig. 226, I, *l*) (Lias-Crétacé infér.).

Terebratulina d'Orb. (fig. 226, A, B) diffère de *Terebratula* par le fait que les pointes crurales viennent se souder de manière à constituer, avec le reste de l'appareil, un anneau complet (Jurassique-Actuel). Ex. : *T. caput serpentis* L. Actuel.

3e FAMILLE. — STRINGOCÉPHALIDÉS.

Davidson a fait une famille spéciale pour le genre *Stringocephalus* Defr. (fig. 227). Ce Brachiopode se reconnaît à son bord cardinal courbe, au crochet fortement recourbé de sa grande valve, à son deltidium volumineux qui resserre de plus en plus l'ouverture pédonculaire à mesure que l'animal grandit.

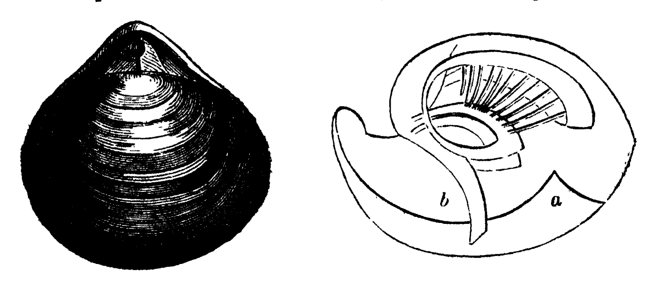


Fig. 227. — *Stringocephalus Burtini*, Defr. Givétien. — A, face dorsale. — B, appareil brachial. — *a*, septum médian, *b*, apophyse cardinale.

L'appareil apophysaire est disposé sur le même plan que chez *Magellania*, mais ici les bandelettes, au lieu de se rejoindre en arrière, se réfléchissent en avant une seconde fois, suivent le bord de la valve et portent des épines dirigées vers l'intérieur. Mais ce qu'il y a de plus remarquable c'est une apophyse cardinale extrêmement saillante qui s'insérant sur la petite valve, arrive presque à atteindre la grande, et se bifurque à son extrémité pour loger le septum médian de celle-ci(fig. 227,B) (Silurien-Dévonien).

4e SOUS-ORDRE. — THÉCIDIACÉS (*CAMPYLOPEGMATA* pro parte).

Bandelette brachiale réunie à la valve dorsale par des septa rayonnants, ou bien absente.

1re FAMILLE. — MÉGATHYRIDÉS.

Appareil brachial formé d'une lamelle continue qui suit le bord de la valve dorsale. Elle s'attache à des creux pourvus de fortes pointes crurales. Chez *Cistela* Gray (fig. 228, A) (Sénonien-Actuel), cette lamelle se réfléchit en arrière sur la ligne médiane et se soude en même temps à un septum médian partant du bord antérieur. Chez *Megathyris* d'Orb. (*Argiope* Deslongs.) (fig. 228, B), il existe 3 de ces septa, un médian et deux latéraux, et la bandelette brachiale a par suite 3 points d'adhérence avec

la valve (Jurassique-Actuel). Dans cette famille il existe un pédoncule.

2° FAMILLE. — THÉCIDÉIDÉS.

Cette famille est tout à fait aberrante dans le groupe des Articulés, à divers points de vue. Le test se compose, en effet, d'une seule couche calcaire, revêtue du périostracum. Pas de pédoncule. Valve ventrale présentant une aréa très développée, pourvue de pseudo-deltidium. L'appareil brachial en bandelette fait défaut : les bras s'appuient sur des saillies du test qui ont la même nature que les septa des Mégathyridés, et comme eux partent du bord du limbe. Le cas le plus simple est fourni par *Thecidella* Mun.-Ch. où il existe à la valve dorsale un large septum médian, à bord relevé (Lias).

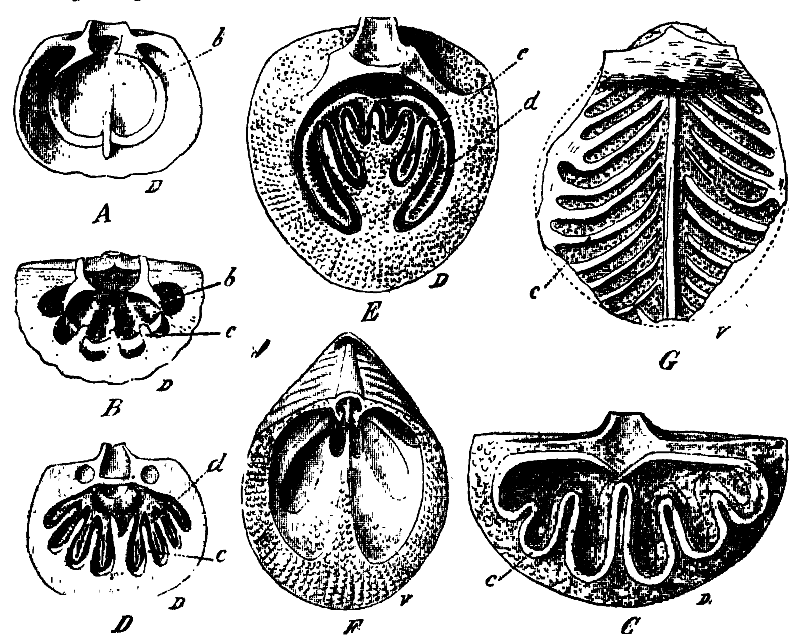


Fig. 228. — Mégathyridés et Thécidiidés. — A, *Cistela Neapolitana* Scacchi (Actuel). — B, *Megathyris decollata* Chemnitz (Actuel) (Davidson). — C, *Eudesella mayalis* Desl. Lias moyen de May (Munier-Chalmas). — D, *Thecidiopsis digitata* Sow. Crétacé. — E, F, *Thecidea papillata* Schl. Maestrichtien (Davidson). — G, *Oldhamina decipiens* Waagen. Carbonifère de l'Inde (Waagen). — *V*, valve ventrale; *D*, valve dorsale; *b*, lamelle brachiale ; *c*, pseudo-septa ; *d*, lamelle circumseptale.

Chez *Eudesella* Mun.-Ch. (Lias) (fig. 228, C) existe un pseudo-septum médian et deux septums latéraux de chaque côté, tous sont indivis. Des pseudo-septa de la valve ventrale correspondent

à ceux de la valve dorsale. *Thecidea* Defr. sens. strict. (fig. 228, D), présente à la valve dorsale un large septum médian, qui se divise plusieurs fois, et un septum médian à la valve ventrale. A la valve dorsale, une lamelle circumseptale pénètre dans les lobes entre les divisions du septum (Danien). Chez *Lacazella* Mun.-Ch. la bandelette circumseptale suit les sinuosités des septa (Jurassique-Actuel).

A certains égards, les Mégathyridés font le passage des Thécidéidés aux Brachiopodes normaux. Ainsi dans les deux familles il existe une poche appelée *marsupium* où se développent les jeunes individus. Mais les deux familles sont bien distinctes, comme le montrent surtout la structure du test et l'absence d appareil brachial chez les Thécidies. De plus, chez les Mégathyridés, l'animal est fixé par un pédoncule, tandis qu'il est adhérent par la valve ventrale chez les Thécidéidés.

Waagen a fait une sous-famille spéciale (LYTTONIINÉS) pour deux genres du Carbonifère de l'Inde, *Oldhamina* Waag. (fig. 228, G) et *Lyttonia* Waagen, qui semblent se rapprocher des Thécidies et chez qui s'exagère le processus que nous venons d'indiquer. La valve dorsale présente une large saillie qui en occupe toute la longueur, cette saillie ou pseudo-septum offre un sillon longitudinal sur la ligne médiane; ses bords sont découpés en lobes très profonds qui attaquent les bords de la coquille. La valve ventrale présente exactement en creux les mêmes caractères que l'autre porte en relief, de sorte qu'elles s'emboîtent exactement l'une dans l'autre.

§ 3. — **Répartition des Brachiopodes.**

Un intéressant essai de phylogénie des Brachiopodes a été récemment proposé par Neumayr (1). Les traits les plus importants sont les suivants : les Inarticulés constituent une série continue dont les Lingules forment le premier terme, et les Articulés en dérivent par l'intermédiaire des Obolidés et des Orthisidés. En second lieu, chez les Articulés, il y aurait parallélisme entre les genres où l'appareil apophysaire est bien développé et ceux où il est au contraire très réduit; les derniers dériveraient des autres par avortement des productions calcaires; la forme des bras n'étant pas modifiée.

Ces vues ingénieuses ne sont pas admises par les Paléontologistes qui ont le mieux étudié les Brachiopodes en France. MM. Munier-Chalmas et Œhlert pensent qu'il n'est pas possible

(1) *Die Stämme des Thierreichs*, 1889. Ch. 6.

actuellement de réunir entre eux par des liens phylogénétiques les grandes divisions de cette classe.

Les données embryogéniques sont d'ailleurs en contradiction avec plusieurs des conclusions de Neumayr, surtout en ce qui concerne les Térébratulidés. On a vu que les formes à bandelette simple passent par un stade qui rappelle exactement le cas des Térébratellidés à appareil plus complexe. Neumayr pense que l'embryogénie est falsifiée, mais cette opinion est bien difficile à soutenir.

Les Brachiopodes comptent parmi les animaux les plus anciens. Les *Lingulidés*, *Discinidés*, *Obolidés*, *Orthisidés*, se rencontrent dès les premières couches fossilifères du *Cambrien*. On ne connaît pas moins de dix genres de Brachiopodes dans les couches à *Olenellus* de l'Amérique du Nord (1). Tous ces genres passent dans le Cambrien moyen, où il en apparaît d'autres appartenant aux mêmes familles (*Lingula*, *Lingulepis*, etc.). Il est intéressant de constater que, à l'exception des genres *Orthisina* et *Orthis*, tous les Brachiopodes du Cambrien inférieur sont des Inarticulés.

La plus grande partie des genres du Cambrien passe dans l'*Ordovicien*, de plus de nombreuses familles d'Articulés font leur apparition. Ce sont les *Strophoménidés*, *Rhynchonellidés*, *Atrypidés*, *Spiriféridés* etc.

Le *Bohémien* est l'époque où les Brachiopodes atteignent leur apogée. De nombreux genres appartenant aux familles précédentes et de plus aux *Térébratulidés*, sont représentés par un très grand nombre d'espèces. C'est à cette époque qu'il faut faire remonter l'apparition des *Magellania* (*Waldheimia*), ou du moins de formes tres voisines différant par un développement un peu plus faible des branches montantes (*W. Mawi*, *W. melonica*). En somme il n'y a pas moins de treize familles sur seize, dans l'ensemble des formations siluriennes.

Dans le *Devonien*, une modification importante se manifeste dans la faune des Brachiopodes. Beaucoup de genres siluriens, tels que *Obolus*, *Trimerella*, etc., disparaissent et sont remplacés par des formes nouvelles (*Uncites*, *Stringocephalus*, etc.). Mais la plupart des formes siluriennes importantes (*Lingula*, *Spirifer*, *Rhynchonella*, *Retzia*) sont représentées par de nombreuses espèces nouvelles.

Le *Carbonifère* est caractérisé par la prépondérance des *Productidés* et des *Spiriféridés*. Le nombre des espèces a diminué

(1) Walcott. *U. S. Geol. Survey*. X Report. 1888-89, part. I.

d'une manière notable, quoique l'Angleterre, la Belgique et l'Amérique restent riches en Brachiopodes.

Dans le *Permien*, l'on ne trouve plus que trente espèces de Brachiopodes : c'est à cette époque que s'éteignent les Productidés, les Trimérellidés, les Obolidés.

L'*ère mésozoïque* présente avec l'ère paléozoïque un contraste remarquable. Le nombre des familles et même des genres se réduit brusquement et tend ensuite à diminuer encore.

Par contre, le nombre des espèces et des individus d'un assez petit nombre de formes augmente dans de fortes proportions. C'est ainsi que les genres *Magellania*, *Rhynchonella*, *Terebratula* sont au nombre des fossiles les plus abondants des couches secondaires : la rapidité de leur évolution en fait des fossiles précieux pour la classification stratigraphique des assises.

Les *Spiriféridés*, encore riches en espèces, persistent jusqu'au milieu du *Jurassique*. Mais la prépondérance, à cette époque, appartient aux trois genres que nous venons de citer, puis à d'autres genres de la même famille et enfin aux *Thécididés* et aux *Cranidés*.

La faune du *Crétacé* tire son caractère de l'abondance des *Térébratellidés*, des *Cranidés*, des *Thécididés*.

A l'*époque tertiaire*, la décadence des Brachiopodes est subite et presque complète. Les seules formes que l'on y rencontre sont celles qui ont persisté à l'époque actuelle, comme les Lingules, les Discines, les Cranies, les Rhynchonelles, les Thécidies, les Térébratules et les Térébratelles. Actuellement il n'existe plus qu'environ 140 espèces vivantes, tandis que le nombre des fossiles dépasse six mille. Il est très remarquable de constater que, sauf quelques exceptions (Térébratelles et Thécidies), ces formes sont d'origine très ancienne. La persistance de ces types à peine modifiés à travers l'ensemble des époques géologiques est un phénomène biologique qui a de tout temps appelé l'attention des naturalistes.

2[e] Sous-embranchement.
ANNÉLIDES CHÉTOPODES.

Les téguments des Annélides sont trop mous pour que ces animaux puissent être des fossiles communs. Cependant la conservation est réalisée dans quelques cas (1).

(1) Ehlers. Palæontographica XVII. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, XVIII. 1868. — Hinde. *Q. J. Geol. Soc.*, XXXV. 1879.

Les Annélides Sédentaires habitent un tube, tantôt de nature chitineuse, tantôt incrusté de calcaire, tantôt enfin formé de grains de sable ou de fragments de coquilles agglutinés. Les tubes calcaires ou arénacés peuvent se conserver par la fossilisation. On rapporte au genre *Serpula* un grand nombre de formes, où les tubes sont allongés, ou recourbés, ou enroulés régulièrement. Ces tubes sont appliqués sur des corps étrangers et leur partie terminale est seule en général dressée. Il est impossible de répartir avec certitude les nombreuses espèces qu'on rencontre depuis les terrains primaires, dans les genres actuellement vivants. Il est parfois difficile de distinguer un tube de Serpula de la coquille des Gastéropodes du groupe Vermets. Ceux-ci sont caractérisés par le fait que la coquille dans le jeune âge est enroulée plus ou moins régulièrement, et s'oblitère plus tard par des cloisons complètes de distance en distance.

Les *Spirorbis* Daudin ont des tubes très petits, régulièrement enroulés, communs depuis le Silurien. On rapporte aux *Terebella* des tubes cylindriques formés de grains de sable agglutinés.

Ditrupa Berkeley présente des tubes libres, droits, qui ressemblent beau-

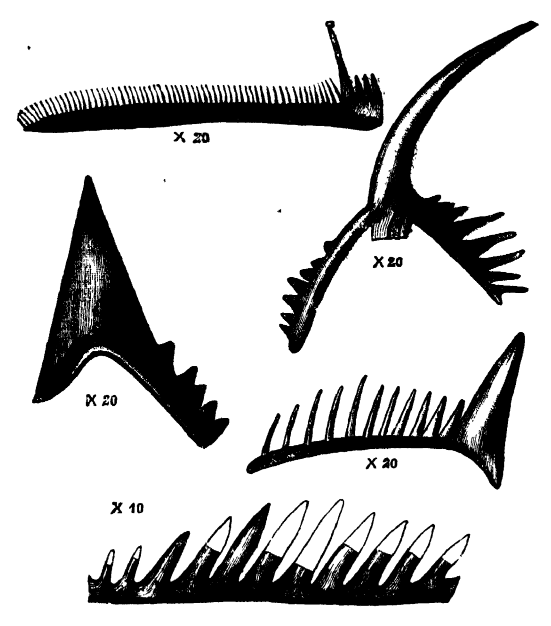


Fig. 229. — Conodontes (Hinde).

coup à ceux des Dentales et qui en diffèrent par leur forme un peu irrégulière et leurs ornements. Crétacé-Actuel.

Les *Tentaculites*, très communs dans certaines couches du Silurien et du Dévonien, ont été considérés longtemps comme des tubes d'Annélides. Ce sont des tubes coniques très allongés, très réguliers, qui débutent par une petite loge sphérique; des renflements annulaires se succèdent à intervalles réguliers. On les place actuellement dans les Ptéropodes.

Les Annélides errantes ne présentent, comme parties solides capables d'être fossilisées, que les soies et les mâchoires constituées par de la chitine. Cependant le corps tout entier a pu laisser des empreintes déterminables dans les schistes lithographiques de Solenhofen et d'Eichstädt.

Ehlers a décrit ces moulages où les soies et les mâchoires sont restées en place; ces diverses formes sont rapportées aux genres *Eunicites*, *Lumbriconereites* Ehl., etc. On trouve aussi des Annélides dans les couches de l'Éocène de Monte Bolca. Les mâchoires isolées sont beaucoup plus fréquentes, ce sont de petites pièces denticulées qui ordinairement laissent une empreinte noirâtre charbonneuse. On les trouve particulièrement dans les dépôts primaires de l'Amérique et de l'Écosse; les unes ressemblent beaucoup aux mâchoires inférieures de certaines Annélides actuelles (*Eunice*, *Glycera*, *Staurocephalus*, etc.). Les autres, connues sous le nom de *Conodontes* (1), s'en distinguent en ce que les denticules sont plus irréguliers et espacés. Les Conodontes avaient été décrites comme des dents de Poissons, et rapportées aux Sélaciens, et surtout aux Cyclostomes. Rohon a montré que leur structure n'était pas celle des dents de Poissons, mais était identique à celles des mâchoires d'Annélides. Il a d'ailleurs trouvé de véritables dents de Poissons dans les mêmes couches.

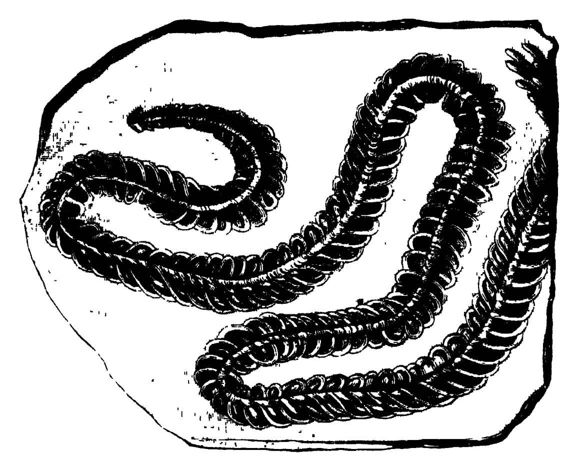


Fig. 230. — *Nereites cambrensis* M' Leay (F. Römer).

Dans les assises précambriennes, cambriennes et siluriennes se rencontrent très fréquemment des empreintes que l'on a longtemps considérées comme des traces de Vers et qu'on désignait sous les noms de *Nereites*, *Arenicolites* et *Bilobites*. Les plus communes se montrent comme des traînées présentant un axe médian, des sillons et des côtes symétriques qui s'appuient sur cet axe. Il est prouvé maintenant que ces figures parfois entre-croisées et généralement très longues, ne sont que les moulages de traces laissées par des animaux rampants. L'empreinte connue sous les noms de *Nereites cambrensis* M' Leay (fig. 230), par exemple, présente la plus grande analogie avec celle que laissent les Gastéropodes et en particulier *Purpura lapillus*, en rampant sur la vase molle. D'autres empreintes peuvent être attribuées à des Méduses ou à des Poissons qui auraient frôlé le sol en nageant, d'autres enfin à des Crustacés.

(1) Zittel et Rohon. *Ueber Conodonten*, Sitz. Münch. Akad. 1886.

Embranchement VII VERS CILIÉS	Ère primaire. Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Ère secondaire. Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Ère tertiaire. Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
S. E. I. LOPHOSTOMÉS																
[Cl. I. **ROTIFÈRES**]																
Cl II. **BRYOZOAIRES**																
[O I. ENTOPROCTES]																
O. II. ECTOPROCTES																
SO. I. GYMNOLÈMES																
A. *Cyclostomes*																
B. *Cténostomes*																
[S. O. II. PHYLACTOLÈMES]																
Cl. III. **BRACHIOPODES**																
O. I. INARTICULÉS																
S. O. I. LINGULACÉS																
S. O. II. DISCINACÉS																
S. O. III. CRANIACÉS																
O. II. ARTICULÉS																
S. O. I. PRODUCTACÉS																
S. O. II. SPIRIFÉRACÉS																
S. O. III. TÉRÉBRATULACÉS																
S. O IV. THÉCIDIACÉS																
S. E. II ANNÉLIDES	?															

VIIIe EMBRANCHEMENT. — MOLLUSQUES.

Animaux présentant normalement la symétrie bilatérale, cette symetrie pouvant être masquée par la torsion ou l'enroulement de certaines parties du corps. Le corps n'est pas visiblement divisé en segments. Il est habituellement protégé plus ou moins complètement par une coquille, *sécrétée par un repli cutané, le* manteau. *La locomotion s'effectue par un organe charnu, ventral, le* pied. *Système nerveux présentant au moins quatre paires de ganglions,* cérébroïdes, palléaux, pédieux, viscéraux, *formant autour de l'œsophage un nombre variable de colliers.*

A l'exemple de la plupart des Zoologistes contemporains, nous conservons à l'embranchement des Mollusques ses limites les plus restreintes; ainsi envisagé, le groupe est remarquablement homogène.

La Paléontologie ne peut rien nous apprendre sur l'*origine* des Mollusques. Les diverses classes qui composent cet embranchement étaient déjà différenciées dès le Cambrien; d'ailleurs

les formes inférieures aujourd'hui vivantes, sont dépourvues de coquille, et ne peuvent se conserver par la fossilisation. Parmi les opinions diverses émises à ce sujet par les Zoologistes, la plus vraisemblable consiste à considérer les Mollusques comme un phylum dérivé des Vers annelés : ce seraient en quelque sorte des Vers ciliés réduits à un très petit nombre de segments (2 ou 3) entièrement fusionnés. On constate en effet une grande analogie entre les larves de Mollusques et celles des Annélides, et l'on peut même retrouver chez les premières deux ou trois paires d'organes excréteurs segmentaires ou *néphridies* qui se développent successivement (1).

Au point de vue géologique, les Mollusques forment le groupe le plus important du règne animal. Par suite de la facilité avec laquelle leur coquille se conserve par la fossilisation, ce sont les fossiles les plus abondants dans presque toutes les formations. Les Gastéropodes et les Lamellibranches, dont beaucoup de formes ont persisté sans grands changements depuis de longues périodes, et dont par suite on peut déterminer l'habitat par comparaison avec les formes actuelles, permettent de définir le facies marin, saumâtre ou d'eau douce des couches où on les rencontre. Les Céphalopodes d'autre part, qui sont exclusivement marins, ont une évolution très rapide au point de vue générique et spécifique, et leur adaptation à la vie pélagique leur permet une grande dissémination. Par suite, leur constance dans un même niveau et leur grande variabilité dans le temps en font des fossiles précieux pour la classification chronologique des assises.

1re Classe. — AMPHINEURES.

Mollusques d'organisation très primitive, dont le système nerveux est formé de longues bandelettes, et non concentré en ganglions.

Pied adapté à la reptation. Branchies situées à la partie postérieure du corps, auprès de l'anus, mais pouvant s'étendre de là jusqu'à la partie antérieure du corps.

L'Anatomie comparée montre que les Amphineures sont les Mollusques les plus simples, et que chacun des organes dans les autres classes, proviennent de ceux des Amphineures par une évolution qu'il est facile de retracer. Au point de vue même de la forme générale, il est à remarquer que ces animaux présentent exactement la symétrie bilatérale. Le corps n'a subi ni torsion ni enroulement; le tube digestif est droit, et l'anus est à la partie postérieure du corps. Dans les autres classes, l'anus est reporté en avant, sur le côté ou sur la ligne médiane, de sorte que le tube digestif se

(1) Voir sur ce sujet R. Perrier, *Éléments d'Anatomie comparée.*

recourbe en U : les branchies, situées normalement dans le voisinage de l'anus, l'accompagnent dans cette évolution.

L'ordre des *Aplacophores* comprend des formes où les productions calcaires sont réduites à des spicules : ce sont les *Proneomenia*, *Neomenia*, *Chætodermia*, etc., naturellement inconnus à l'état fossile. Leur organisation montre que ce sont les plus primitifs des Mollusques.

Les *Polyplacophores* ont au contraire un test cornéo-calcaire, qui a laissé des empreintes dès la période primaire. Ce test, qui n'est probablement pas homologue de la coquille des autres Mollusques, se compose constamment de 8 valves, disposées en série linéaire sur la face dorsale qu'elles recouvrent incomplètement. Ordinairement ces plaques s'imbriquent d'avant en arrière sans se souder, et chacune d'elles s'insère dans les téguments par une surface lobée et compliquée, appelée *articulamentum ;* la partie libre s'appelle *tegumentum* (1).

Les valves antérieures et postérieures sont semi-circulaires; les autres sont à peu près rectangulaires. La disposition des parties de l'*articulamentum* et les indentations de son bord servent à la détermination des genres.

Le test des Chitons est criblé d'une multitude de pores de deux tailles, les *mégalopores* et les *micropores :* ces cavités sont occupées par des organes tactiles qui sont par suite de deux grandeurs. De plus, dans quelques espèces les organes tactiles de la plus grande taille sont remplacés, suivant certaines lignes, par des yeux véritables, pourvus d'un cristallin, d'une cornée et d'une rétine (Moseley).

L'ancien genre *Chiton* forme actuellement la famille des Chitonidés qui comprend tous les Polyplacophores. La constance de ce type est donc des plus remarquables, les variations qu'on y rencontre sont toutes de détail, et, dans l'organisation anatomique, on n'a pas constaté non plus de différences bien importantes. Il est vrai que nous ne savons pas si le nombre des valves était toujours égal à 8, dans les fossiles, comme chez les types vivants. Les caractères essentiels permettant de répartir les nombreuses espèces en genres sont tirés principalement des lames d'insertion des valves (Fischer).

Les Chitons apparaissent dans l'Ordovicien, ils sont relativement fréquents dans les terrains primaires ; ces formes paléozoïques ont des valves allongées, étroites, qui parfois ne se recouvrent pas, comme cela a lieu dans le genre actuel *Chitonellus*. Les Chitons sont rares dans les terrains secondaires et tertiaires et ne deviennent assez fréquents que dans le Miocène.

2e Classe. — GASTÉROPODES.

Mollusques adaptés en général à la reptation, pourvus d'une coquille turriculée, au moins à l'état embryonnaire.

§ 1. — Généralités.

Caractères généraux. — Les Gastéropodes sont des Mollusques adaptés principalement à la retpation, c'est-à-dire dont le pied prend la forme d'une sole ventrale, au moyen de laquelle l'animal rampe sur un sol ferme. Dans quelques cas, une modification secondaire de cet organe détermine une aptitude à la natation, et par suite une aptitude à la vie pélagique. La tête, toujours distincte, porte les yeux et des tentacules; le

(1) Pour plus de détails, voir Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 870 et s.

bulbe buccal est pourvu de mâchoires et d'une *radula :* l'animal se nourrit d'aliments solides. Le système nerveux présente, entre autres éléments constants et distincts, un connectif unissant les ganglions pédieux et viscéraux : la partie antérieure du système nerveux offre donc de chaque côté l'aspect d'un triangle. La coquille, quand elle existe, est toujours univalve.

Le type Gastéropode, une fois constitué, offre des variations bien plus étendues que celles qu'on peut constater dans les autres classes de Mollusques. Parmi ces variations, quelques-unes apparaissent manifestement comme le résultat d'adaptation secondaire à un genre de vie spécial : ainsi les *Hétéropodes* et les *Ptéropodes* constituent des groupes très délimités, où tous les organes et particulièrement le pied, sont adaptés à la vie pélagique ; de même la présence d'un poumon caractérise un ordre spécial (les PULMONÉS) où d'autres organes, comme le rein, sont modifiés par un processus caractéristique des types terrestres ou d'eau douce. La coquille va nous offrir des exemples de ce phénomène d'adaptation. L'appareil digestif, et en particulier la radula, se modifie suivant le régime herbivore ou carnivore.

D'autres organes au contraire offrent, quand on les examine successivement depuis les formes les plus anciennes jusqu'aux plus récentes d'un même ordre, des marques d'une évolution progressive et régulière : tels sont chez les Prosobranches, l'appareil génital, les organes palléaux (respiratoires, mucipares et sensoriels), le rein, le cœur, le système nerveux : le perfectionnement de ces appareils subit une marche sensiblement parallèle dans les mêmes types, et ces variations sont jusqu'à un certain point indépendantes de celles qui semblent dépendre plus directement du milieu extérieur, et qui sont liées en particulier à la forme générale du corps.

Enfin, chez les Opisthobranches en particulier, des phénomènes de régression ont été mis en lumière par les travaux des Embryogénistes, et tout un groupe de formes nues à l'état adulte, ont perdu plus ou moins complètement les caractères de Gastéropodes et même de Mollusques qu'elles avaient à l'état embryonnaire. Dans des formes moins dégradées, où l'appareil respiratoire en particulier prend un développement remarquable, la coquille avorte plus ou moins complètement et peut n'être plus représentée que par des granulations calcaires.

Une première notion essentielle à retenir lorsqu'on veut comparer les données de la Paléontologie et celles de l'Anatomie comparée, c'est l'indépendance absolue de la forme extérieure

de l'animal, et par suite de la coquille, à l'égard des organes internes; des coquilles presque identiques pourront abriter des animaux très dissemblables. Il faut avoir recours parfois à des caractères de détail pour déterminer à quel ordre appartient une coquille, et par suite, pour répartir les formes fossiles parmi les groupes définis par les caractères anatomiques. Cette répartition a du reste été souvent faite avec le plus grand soin par les conchyliologistes.

Coquille. — L'embryogénie et la morphologie comparée montrent que l'on doit considérer comme coquille normale et primitive des Gastéropodes une coquille spiralée que l'on peut concevoir comme formée par l'enroulement autour d'un axe d'un cône à base elliptique ou circulaire, La section offre donc une figure elliptique ou circulaire qui s'élargirait à mesure qu'elle s'éloignerait de son point de départ. C'est ce qu'on appelle une coquille *spirale*.

Dans tous les cas connus, le Gastéropode possède une coquille de ce genre à l'état larvaire, et cette coquille primitive ou *protoconque* se voit fréquemment au sommet de la coquille définitive.

Si la forme se modifie ultérieurement, c'est par un processus que l'on peut suivre et qui n'a rien d'hypothétique. Ces variations se produisent suivant un très petit nombre de règles fixes, et qui mènent à des formes simples se reproduisant dans les groupes les plus divers.

L'enroulement de la coquille autour de son axe imaginaire est généralement assez serré, de sorte que la partie axiale de la coquille est occupée par un pilier rectiligne, calcaire, s'étendant de la pointe à l'ouverture et qu'on appelle *columelle* (fig. 231, A). Sur cet axe s'insère le muscle qui relie l'animal à la coquille et qu'on appelle le muscle columellaire; quand l'animal grandit, ce muscle se déplace progressivement et se rapproche de l'ouverture. La columelle peut être pleine, ou percée d'un canal longitudinal en son centre. Dans ce cas la coquille peut être considérée comme enroulée, non plus autour d'une droite, mais autour d'un cône, figuré par le creux subsistant au centre du dépôt calcaire. Ce creux s'appelle l'*ombilic;* il peut être très large, quand l'enroulement de la coquille est lâche (*Solarium Delphinule*) (fig. 231, C). L'ouverture de la coquille s'appelle la *bouche* ou l'*ouverture;* la ligne spirale qui marque la limite suivant laquelle chaque tour recouvre le précédent est la *suture*.

Pour décrire une coquille de Gastéropode, nous supposerons comme toujours que nous avons affaire à un animal marchant droit devant lui, sur un plan horizontal : dans ces conditions, la

bouche est en avant, la *pointe en arrière*. Si l'ouverture est à droite de la columelle (fig. 231, A, C, D), c'est que l'enroulement se fait de droite à gauche, et l'animal est *dextre*, et inversement. Mais l'on ne peut figurer les coquilles dans cette position, car l'ouverture se trouve cachée : en mettant devant ses yeux l'ouverture de la coquille l'observateur place en haut la face ventrale de l'animal et l'ouverture sera à gauche de la columelle dans les individus dextres, et vice versa.

Les formes sénestres (fig. 231, B) sont tout à fait l'exception : elles se rencontrent, soit comme caractéristiques de genres ou

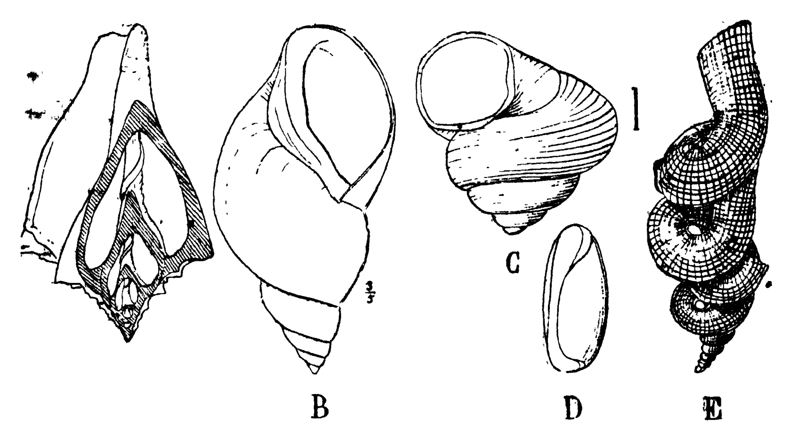


Fig. 231. — Morphologie de la coquille des Gastéropodes. — A, coupe longitudinale de *Voluta spinosa* Lk., montrant la columelle plissée, le canal et les tours internes. — B, coquille sénestre à péristome discontinu (*Physa gigantea* Mich.). — C, coquille holostome ombiliquée à péristome continu (*Delphinula simplex* Desh.). — D, coquille enveloppante (*Bulla convoluta* Brocc.). — E, coquille déroulée (*Vermetus Mörchii* Desh.).

d'espèces (*Physa*, *Neptunea*), soit comme exceptions individuelles (quelques *Helix*).

Bouvier a établi que chez les Gastéropodes la rotation dextrorsum ou sinistrorsum n'a pas nécessairement un retentissement sur la position des organes internes; ainsi les mêmes organes asymétriques restent soit à gauche, soit à droite, chez des individus dextres ou sénestres. Parfois cependant, pour un même genre, la différence dans le sens de la rotation est corrélative d'une mutation dans la place des organes internes.

Ouverture de la coquille. — La région de la coquille qui circonscrit l'ouverture s'appelle le *péristome*. Dans quelques cas l'ouverture figure une courbe régulière, ovale ou circulaire sans aucun angle : le péristome est alors dit *continu* (*Cyclos-*

toma, *Cyclophorus*, *Delphinula*) (fig. 231, C). Mais ordinairement le péristome se divise en deux portions, l'une externe, formée par le bord du dernier tour, l'autre interne ou *labre*, qui est adjacente au tour précédent; elles sont séparées par la ligne de suture, et l'ouverture présente là un angle aigu qui peut se prolonger loin en arrière : elle a ainsi la forme d'une amande; le péristome est alors *discontinu* (A, B). Si l'ouverture est arrondie en avant, sans sinus ni canal, elle est dite *entière* et la coquille est *holostome* (B, C). Mais souvent le péristome se creuse à sa partie antérieure, près de la columelle, d'un sinus plus ou moins échancré, le *canal* (A) où peut s'engager une gouttière membraneuse, prolongement du manteau (*siphon palléal*) qui sert à l'entrée de l'eau dans la cavité palléale. La coquille est alors dite *siphonostome*. Les bords de la coquille peuvent se prolonger plus ou moins en avant, pour protéger ce siphon palléal, et l'on a toutes les transitions entre le cas d'une simple échancrure, à peine indiquée, et celui où l'on voit un canal presque aussi long que le reste de la coquille (*Murex*, *Fusus*) et dont les bords peuvent même se souder en un tube continu. Le siphon est un appareil de perfectionnement et ne se rencontre que chez les types élevés en organisation.

Le *péristome* peut être tranchant, ou bien réfléchi en dehors (certains *Cyclophorus*, *Helix*, etc.), ou bien plus rarement, il est réfléchi en dedans (*Cypræa*) de manière à circonscrire l'ouverture.

Les tours de spire ne sont pas toujours lisses, comme cela a lieu chez *Helix*, *Natica*, etc.; ils sont très souvent ornés de saillies. On appelle *longitudinales* les stries ou les côtes qui se prolongent sur toute la spire parallèlement à la suture, et *transversales*, celles qui sont normales à la suture et seraient par suite transversales si l'on déroulait le cône qui constitue la coquille.

Modifications de la forme de la coquille. — Les variations essentielles qui modifient la forme typique de la coquille proviennent de changements dans le mode d'enroulement : elles se rapportent à deux types. Ou bien les tours deviennent de plus en plus enveloppants et ont une tendance à recouvrir plus complètement les tours précédents, ou bien au contraire la coquille cesse de s'enrouler et se développe dans une direction rectiligne.

Le premier type se rencontre à des degrés divers chez les Prosobranches et les Opisthobranches. Si en effet la coquille s'accroît très rapidement dans le sens antéro-postérieur, chaque

tour s'étendra sur une grande partie du tour précédent et la suture sera une spirale très courte; la bouche prend alors une forme très allongée (*Oliva*, *Ancillaria*, *Actæonella*, etc., fig. 231, D). Il peut même arriver que chaque tour recouvre la totalité des tours précédents, et la suture se développe dans un plan, comme cela arrive dans certains *Conus*. La bouche prend alors la forme d'une fente presque linéaire. Enfin chez les Cyprées, les Ovules, les Actæonelles, chaque tour déborde sur le précédent et occupe toute la longueur de la coquille (fig. 231, D). Il peut arriver dans ce cas que les tours intérieurs se résorbent plus ou moins complètement. Un même individu de Cyprée montre dans le cours de son développement tous les degrés de ce processus (fig. 251, B).

Le *déroulement* de la coquille est un phénomène tout aussi fréquent. Il peut se produire de deux façons. La coquille, enroulée en spirale dans un âge très jeune, peut acquérir un ombilic de plus en plus large, et les tours en même temps cessent d'être contigus; bientôt le tube s'accroît dans une direction rectiligne ou sinueuse, parfois encore spiralée, il garde constamment le même diamètre, ou du moins ne s'accroît que lentement. C'est ce qui se produit chez *Vermetus*, *Siliquaria*, *Cæcum* (fig. 231, E).

Beaucoup plus fréquemment le diamètre de la coquille s'accroît rapidement en même temps que l'enroulement devient très lent ou cesse tout à fait : la coquille prend alors la forme d'un cône très évasé, au sommet duquel se voit parfois le rudiment de la spire primitive. Ce processus s'indique dans *Haliotis* où la spire est bien visible, et le dernier tour encore courbé (fig. 232, A).

Chez les Patelles et les Fissurelles on voit sur la coquille très jeune et déjà déroulée, le nucléus spiral qui occupe le sommet du cône et ne tarde pas à tomber (fig. 232, B). Les *Lottia*, *Navicella*, *Ancylus*, ont simplement le sommet du cône recourbé en arrière; enfin il ne reste plus trace du nucléus dans les Patelles, les Siphonaires, les Fissurelles adultes, etc. En même temps le muscle columellaire se développe de manière à se mettre en corrélation avec cette nouvelle forme de la coquille. Il s'accroît considérablement d'avant en arrière et atteint ainsi la partie postérieure de la coquille. Il suit toujours le bord de l'ouverture, passe par-dessous la masse viscérale et revient en avant par le côté gauche, en formant ainsi une bande en fer à cheval qui produit un solide anneau de fixation de l'animal à sa coquille : cette disposition est visible sur la coquille elle-

même où l'impression du muscle columellaire est nettement marquée (fig. 232, C, D, E, H).

En vertu de ce processus, les coquilles de genres appartenant à des groupes éloignés (Pulmonés, Néritidés, Patellidés, Fissurellidés) arrivent à présenter un aspect tout à fait analogue (fig. 232, C à I). Il y a là un phénomène de convergence apparente qui s'explique par suite d'une adaptation frappant de la même manière des types déjà très différenciés. Les Gastéro-

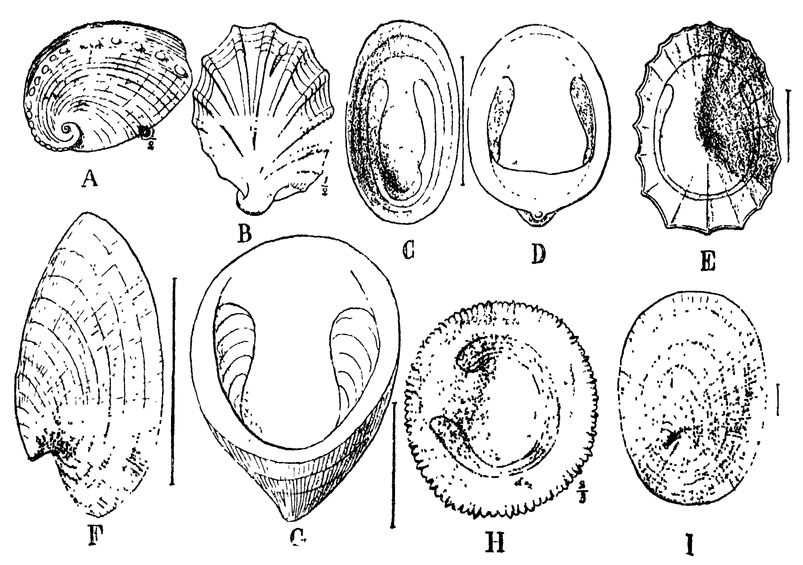


Fig. 232. — Élargissement du dernier tour de la coquille dans les divers groupes de Gastéropodes. — A, *Haliotis Volhynica* Eichw. Astien (Hoernes). — B, Jeune *Fissurella reticulata* Defr. (Boutan). — C, *Parmophorus concavus* Desh. Bartonien (Deshayes). — D, *Navicella Janelli* Recl. (Actuel). — E, *Patella Raincourti* Desh. Bartonien (Deshayes). — F, *Helcion* sp. Bathonien de Luc. — G, *Capulus sulcatus* Bors. Tortonien (Hoernes). — H, *Siphonaria spectabilis* Desh. Bartonien (Deshayes). — I, *Ancylus Dutemplei* Desh. Lutétien (Deshayes).

podes ainsi constitués vivent sur les rochers, se meuvent peu, et présentent une grande résistance à l'agitation des vagues.

Ce déroulement progressif de la coquille est quelquefois corrélatif d'un arrêt de développement de cet organe : la coquille cesse alors de recouvrir complètement l'animal, qui bien avant d'être à l'état adulte n'y abrite plus que quelques organes. Elle peut alors devenir tout à fait interne et se résorber complètement. Ainsi, parmi les Hétéropodes, les Atlantes ont une coquille enroulée où l'animal peut se réfugier, tandis que les Carinaires

ont une coquille en forme de bonnet qui n'abrite qu'une faible partie du corps. Les Opisthorbanches de la famille des Bullidés, les Pulmonés des familles des Arionidés et des Limacidés nous montreront comment se fait cette régression.

Opercule. — On appelle *opercule* un disque qui, chez les Prosobranches, se trouve à la face dorsale de la partie postérieure du pied. Son rôle est de fermer plus ou moins complètement l'ouverture de la coquille quand l'animal est retraité à l'intérieur.

L'opercule est corné ou calcaire ; il s'acccroît par des dépôts successifs de substance en épaisseur, et aussi en largeur; cet accroissement de diamètre se fait suivant une ligne spirale ou suivant des cercles concentriques. La portion sécrétée la première s'appelle le *nucléus* et représente le sommet de la spire ou le centre des cercles d'accroissement; le nucléus peut être central ou marginal.

Dans un même genre, sauf quelques exceptions, le type de l'opercule est constant, cet organe doit donc entrer en ligne de compte dans la classification. Nous empruntons à Fischer la liste des principales variétés :

1° *Opercule spiral* (fig. 233). — A. *Multispiré.* — Les tours de la spirale sont nombreux et sont bien plus abondants que ceux de la coquille (*Trochus*, A).

B. *Paucispiré.* Les tours sont peu nombreux (*Littorina*, B).

C. *Subspiré.* Spirale à peine marquée (*Melania*, C).

D. *Articulé.* Opercule paucispiré, muni de 1 ou 2 apophyses saillantes, sur lesquelles s'insèrent des muscles spéciaux (*Néritidés*, D).

E. *Turriculé.* Opercule conique à nombreux tours et à carène saillante (*Torinia*, E).

2° *Opercule non spiral.* — F. *Concentrique*, à nucléus subcentral (*Paludina*, fig. 233, F).

G. *Imbriqué*, à nucléus marginal (*Purpura*, G).

H. *Onguiculé.* Très étroit, anguleux, à nucléus placé au sommet (*Fusus*, H).

Structure de la coquille. — Au maximum de complication une coquille de Gastéropode se compose de 3 couches :

1° L'épiderme, à l'extérieur ;

2° Une couche porcelanée ;

3° Une couche nacrée à l'intérieur.

1° L'*épiderme* est une membrane de nature cuticulaire, sécrétée par le bord du manteau; il existe toujours sur la coquille qu'il protège contre l'action dissolvante des eaux char-

gées d'acide carbonique. Il est parfois épais et se hérisse de sorte de poils.

2° La masse *porcelanée*, se compose de 3 couches superposées formées de fines lamelles toujours perpendiculaires à la surface. Ces lamelles sont disposées dans des plans parallèles à la suture, pour les deux couches enveloppantes, et au contraire dans des plans perpendiculaires aux précédents, c'est-à-dire transversaux, pour la couche moyenne.

Chaque lamelle se décompose en petits prismes obliques dont les faces latérales sont parallèles aux plans de chaque lamelle.

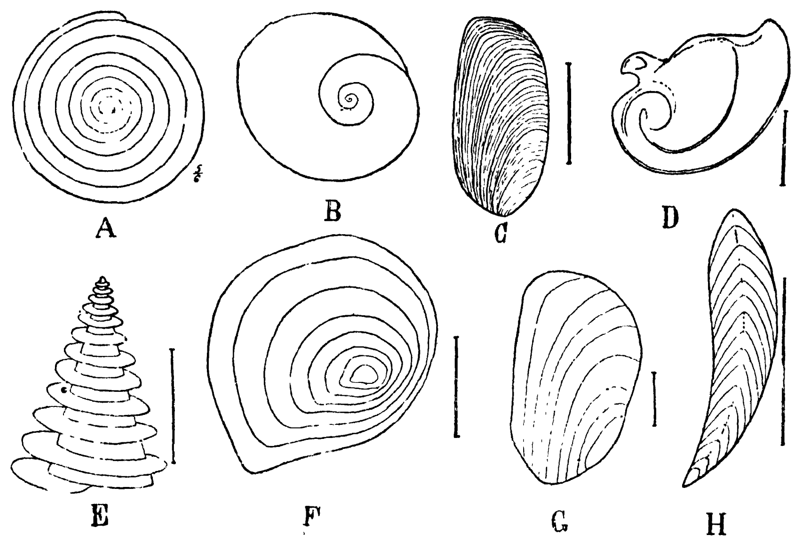


Fig. 233. — Opercules des Prosobranches. — A, Multispiré (*Trochus*). — B, paucispiré (*Littorina*). — C, subspiré (*Melania*). — D, articulé (*Nerita*). — E, turricule (*Torinia*). — F, concentrique (*Paludina*). — G, imbriqué (*Purpura*). — H, onguiculé (*Fusus*) (d'après nature).

3° La *nacre* ne se rencontre chez les Gastéropodes que dans l'ordre des Prosobranches, et dans ce groupe seulement dans deux sous-ordres sur trois (*Diotocardes*, *Hétérocardes*). Elle fait d'ailleurs défaut dans plusieurs formes de ces groupes (Néritidés). Il est à remarquer que c'est précisément dans les types les plus anciens qu'elle est présente.

La nacre est constituée par de fines lamelles de conchyoline (substance organique voisine de la chitine par sa constitution), séparés par des lames calcaires plus épaisses. Ces dernières sont formées de prismes d'aragonite orientés perpendiculairement à la surface des lamelles. Les lames de conchyoline produisent le

phénomène optique des lames minces et donnent par réflexion une couleur qui dépend de l'épaisseur des lames et non de leur nombre. De fines trabécules normales à la surface unissent les différentes lames et déterminent sur la surface des ponctuations.

La structure de la coquille des Gastéropodes est (à part la présence ou l'absence de la nacre) constante et caractéristique du groupe: elle diffère notablement de celle du test des Acéphales, des Céphalopodes et des Brachiopodes.

§ 2. — Classification.

Il n'est plus guère possible actuellement de constituer des classes ou même des ordres spéciaux pour les Hétéropodes et les Ptéropodes. L'ensemble des caractères anatomiques rapproche en effet ces Mollusques de la manière la plus étroite respectivement des Prosobranches et des Opisthobranches. Ainsi étendue la classe des Gastéropodes correspond à celle des *Céphalophores* ou des *Glossophores* des auteurs, dont les Chitons ont été distraits pour constituer avec les Solénogastres la classe primordiale des *Amphineures*.

1er Ordre. — PROSOBRANCHES.

Gastéropodes à sexes séparés, à système nerveux chiastoneure. Branchies, ou bien au nombre de deux, et situées, comme les oreillettes, de part et d'autre du ventricule; ou bien réduites à une seule, qui est située, ainsi que l'oreillette, en avant du ventricule. Respiration aquatique, devenant parfois aérienne, par simple avortement de la branchie. Coquille presque toujours présente et pourvue en général d'un opercule.

Classification naturelle et phylogénie des Prosobranches. — La classification des Prosobranches a été dans ces dernières années l'objet de remaniements importants. La plupart des organes ont été étudiés au point de vue comparatif, dans la plupart des formes, principalement par Spengel, Jhering, Bela, Haller, R. Perrier, F. Bernard, Thiele, Brock, et surtout Bouvier (1). Les résultats obtenus sont assez concordants pour que l'on puisse présenter maintenant un tableau assez complet de l'enchaînement de l'ensemble du groupe. Nous renvoyons à l'ouvrage de R. Perrier pour ce qui concerne l'étude des variations des organes. Mais nous croyons utile de présenter ici un

(1) Voir pour plus de détails et pour la bibliographie, Bouvier, R. Perrier, F. Bernard : *Ann. Sc. nat.* (Zoologie), 7e série, III, VIII, IX.

aperçu rapide des résultats généraux obtenus au point de vue taxonomique et phylogénitique. Dans l'enchaînement proposé, on s'est efforcé de tenir compte de l'*ensemble des caractères* et de constituer une classification naturelle. Nous montrerons ensuite, à propos de chaque groupe, dans quelle mesure les données paléontologiques s'accordent avec celles de l'anatomie comparée.

I. **Diotocardes** (1). — Les Diotocardes sont les Prosobranches les moins élevés en organisation; ce sont en même temps les moins éloignés des Amphineures et des Acéphales. Le système nerveux porte la marque de cette simplicité primitive : les ganglions sont mal délimités, et ont la forme de bandelettes. Comme parties caractéristiques ils présentent une commissure labiale sous-œsophagienne, et de nombreuses commissures réunissant les fortes bandelettes pedieuses. Il y a une ou deux branchies bipectinées, libres à leurs extrémités. L'organe olfactif ou *osphradium* se réduit à un amas de cellules sensorielles disséminées le long du nerf du support branchial. Le cœur a deux oreillettes, et est traversé par le rectum. Il existe en général deux reins.

1° ***Homonéphridés***. — Parmi les Diotocardes, le type le moins différencié est celui des *Fissurellidés*. Tous les organes ont un caractère de simplicité organique très marqué, et il est important de constater que la symétrie bilatérale est réalisée presque exactement. Les deux branchies sont égales, et les deux reins, dont l'un (celui de gauche) est cependant plus petit que l'autre, ont la même structure.

A ce groupe il faut joindre celui des *Pleurotomariidés*, qui bien qu'insuffisamment connus, présentent visiblement des caractères anatomiques analogues.

2° ***Hétéronéphridés***. — L'organisation se complique chez les *Hétéronéphridés*. Il existe tantôt 2 branchies (*Haliotidés*), tantôt une seule (*Trochidés* et familles voisines). Mais la structure de cet organe se complique : ainsi l'organe olfactif, situé le long du support branchial, est constitué par un nerf spécial distinct du nerf moteur qui en est voisin. Au fond de la cavité palléale existe une membrane, continuation du support branchial, qui divise en deux le fond de la cavité palléale. Cette membrane, courte déjà chez l'Haliotis, s'avance plus avant chez les Trochidés, où elle se soude au manteau dans une partie de son trajet; les feuillets de la branchie bipectinée sont de part et d'autre de cette membrane. Les deux reins sont tout à fait différenciés; l'un (rein droit) sert d'organe urinaire, et perd ses connexions avec le péricarde; l'autre (rein papillaire) reste en communication avec le péricarde, devient très vasculaire et joue probablement le rôle d'organe de réserve.

Les deux familles principales qui composent ce groupe diffèrent par un caractère qui a été considéré à tort comme ayant une importance fondamentale. Chez les Haliotidés il existe 2 branchies, et par suite 2 ganglions branchiaux. Chez les Trochidés, la branchie gauche et le ganglion correspondant avortent; mais les caractères anatomiques marquent des affinités

(1) Les auteurs de la classification que nous adoptons ici, Bouvier et R. Perrier, ont choisi les dénominations de manière à faire appel à des caractères tirés successivement des principaux organes. Mais il est bien entendu que les caractères en question ne sont ni absolus ni exclusifs, et qu'*aucune coupure* n'est fondée sur un seul caractère; c'est toujours l'*ensemble de l'organisation* qui est envisagé dans tous les cas. Cette remarque est nécessaire pour qu'on ne puisse pas nous objecter que nous admettons en Paléontologie une classification fondée exclusivement sur le rein, par exemple, et impossible à appliquer pour les fossiles.

très grandes, et les organes ont a peu près la même constitution. Le muscle columellaire prend chez l'Haliotis un développement considérable, et refoule les organes vers la gauche. En même temps la coquille s'évase ; chez les Trochidés au contraire, le muscle columellaire est normal, et le corps turbiné.

Les Trochidés marquent du reste, au point de vue de l'élévation organique, une évolution un peu plus avancée. Leur rein est un peu plus compliqué. Par suite de l'avortement de la branchie gauche, l'oreillette correspondante se réduit beaucoup, mais subsiste cependant, parce qu'elle est en relation avec le système sanguin du rein gauche.

3° Mononéphridés. — Les *Mononéphridés* sont considérés habituellement comme *Orthoneures*. C'était là une exception remarquable dans le groupe des Prosobranches. Bouvier vient de la faire disparaître en découvrant chez plusieurs types la commissure viscérale croisée qu'on n'avait pu jusque-là mettre en évidence (juin 1892). L'asymétrie du corps est plus prononcée que dans les groupes précédents. Il n'y a qu'une branchie, qui disparaît chez quelques formes adaptées à la vie terrestre (Hélicines). Il n'y a qu'un rein, et l'oreillette droite devient rudimentaire. Le ventricule n'est pas toujours traversé par le rectum, mais il peut entourer celui-ci incomplètement. Ce groupe comprend les *Néritidés* et les *Hélicinidés*.

II. **Hétérocardes.** — R. Perrier fait un sous-ordre spécial, sous le nom d'*Hétérocardes*, pour les *Patellidés* et les *Tecturidés*. Ces formes présentent des caractères intermédiaires entre les Diotocardes et les Monotocardes, avec quelques caractères spéciaux. Le système nerveux diffère peu de celui des Diotocardes. La radula est plus réduite (12 dents au plus). Il existe deux reins à orifices séparés, mais situés tous deux à droite du péricarde. Mais le cœur n'a qu'une oreillette et n'est pas traversé par le rectum.

Le type le plus voisin des Diotocardes est *Tectura*, qui présente une branchie bipectinée. Il peut exister de plus un cercle de lamelles palléales, faisant tout le tour du corps, et qui n'est pas l'homologue d'une branchie normale. Chez *Patella*, les branchies ne sont plus représentées que par deux papilles vasculaires : les lamelles palléales en remplissent les fonctions. Dans ce genre, le ventricule se divise en deux cavités adjacentes.

III. **Monotocardes.** — La troisième division des Prosobranches est la plus étendue ; elle renferme le plus grand nombre des genres de l'ordre entier. Il n'y a jamais qu'une branchie (droite), monopectinée. Le manteau est constitué comme si la membrane palléale dont nous avons signalé l'existence chez les Diotocardes, venait se souder au reste du manteau, faisant disparaître ainsi la moitié dorsale de la branchie. Le cœur n'a jamais qu'une oreillette. Le système nerveux a des ganglions bien délimités. L'organe olfactif est un bourrelet ou un organe bipectiné, indépendant de la branchie. Il n'y a qu'un rein, mais ordinairement il se développe une glande spéciale (*glande néphridienne* de R. Perrier) accolée au rein, et représentant peut-être le rein gauche.

La radula est plus étroite et formée d'un plus petit nombre de dents que chez les Diotocardes. Le passage d'un des groupes à l'autre s'établit par des types légèrement aberrants par divers points de leur organisation, mais qui, tout en étant nettement Monotocardes, ont des organes divers constitués comme ceux des Diotocardes.

Telle est, par exemple, la Paludine, qui, par l'ensemble de son organisation, est bien nettement Monotocarde, mais dont le système nerveux rappelle de très près celui des Diotocardes. De son côté, le rein de cet animal présente des caractères tout a fait spéciaux. L'organe olfactif réunit les caractères des Monotocardes inférieurs et ceux des Pulmonés. Un type plus curieux encore est la Valvée. C'est avec les Bithynies que ces animaux ont le plus de rapport, mais la branchie, nettement bipectinée, rappelle celle de la Fissurelle ; l'oreillette est glandulaire comme chez les Diotocardes, et l'organe olfactif présente associés les caractères des deux groupes. Quant à l'appareil génital, il est hermaphrodite, ce qui constitue une exception unique pour l'ordre entier des Prosobranches, et il est à peu de chose

près construit sur le même type que celui des Pulmonés aquatiques.

On voit que les véritables types de transition entre les deux sous-ordres ne sont pas parvenus jusqu'à nous. Mais diverses formes, nettement Diotocardes ou Monotocardes (Patellidés, Néritidés, Paludinidés, Valvatidés), indiquent par quel processus a dû se produire l'évolution.

La longue série des Monotocardes est au contraire remarquablement homogène et les transitions entre les formes inférieures et les formes les plus élevées sont tout à fait graduelles. Néanmoins l'enchaînement peut être établi avec une grande précision, et il reste peu de familles dont la position systématique soit encore douteuse.

Il est impossible de conserver l'ancienne division en *Holostomes* et *Siphonostomes*, fondée sur l'absence ou la présence d'un siphon palléal et d'un canal tubulaire à la coquille. Cette notion ne concorde nullement avec les données de l'Anatomie comparée, et elle a l'inconvénient de couper en deux plusieurs familles très naturelles. La division en ***Ténioglosses*** et ***Stenoglosses***, proposée par Bouvier, est au contraire satisfaisante de tous points.

Les ***Ténioglosses*** se distinguent par une radula étroite, pourvue normalement de 7 dents à chaque rangée. Exceptionnellement les dents latérales se multiplent chez les Solariidés, les Janthinidés, qui formaient pour Troschel le groupe des *Pténoglosses*, et la radula manque chez les Eulimidés et les Pyramidellidés (*Gymnoglosses* de Troschel).

Dans ce groupe très étendu, les principaux organes suivent une évolution progressive et qui permet d'établir un enchaînement des plus nets. Ces organes sont le système nerveux, les otocystes, le mufle, le pénis, l'organe olfactif, le rein, etc.

Si on laisse de côté les Paludinidés et les Valvatidés, on rencontre une première section, celle des *Rostrifères*. La masse buccale est pourvue d'un mufle contractile, incapable de s'invaginer; le bord du manteau est entier et la coquille holostome. Le rein est formé d'un seul lobe; l'organe olfactif est un mince filet en avant de la branchie (*Littorinidés*, *Turritellidés* et familles voisines). Les formes supérieures de ce groupe (*Mélaniidés*, *Cerithidés*, *Strombidés*, etc.), forment une série remarquablement continue, où apparaissent divers perfectionnements. Le mufle peut se développer en trompe non rétractile; le système nerveux acquiert graduellement le caractère de la *zygoneurie* (c'est-à-dire que le ganglion palléal et le ganglion sus ou sous-œsophagien sont reliés *directement* par un connectif). Le long de l'organe olfactif apparaissent de petites lamelles rudimentaires. Le bord du manteau peut présenter un siphon encore peu étendu qui détermine sur la coquille un canal plus ou moins prononcé. Le rein est formé de deux lobes distincts, mais de structure identique Il y a un pénis puissant.

Cette série conduit aux *Proboscidifères siphonostomes* pourvus d'une trompe allongée, rétractile à sa base. Le siphon du manteau et celui de la coquille sont bien développés. L'organe olfactif est large et bipectiné, le système nerveux zygoneure. Ces animaux sont marins et carnassiers (*Tritoniidés*, *Cassididés*, etc.).

Deux autres groupes, moins étendus, sont un peu aberrants par rapport à la série normale. Les *Semi-Proboscidifères* (*Naticidés*, *Cypræidés*) ont un mufle court, invaginable en entier. Siphon nul ou peu développé. L'organe olfactif est bipectiné et le rein formé de deux lobes de structure différente. Il existe un pénis. Quelques faits que nous ne pouvons indiquer ici, font penser que ces formes ont gardé quelques caractères archaïques, et rendent leur position systématique un peu douteuse.

Les *Proboscidifères holostomes* sont les *Gymnoglosses* et les *Pténoglosses* de Troschel. Ils ont une trompe très longue, complètement invaginable; pas de siphon. Organe de Spengel très développé. Ce sont des types aberrants (*Scalaridés*, *Solaridés*, etc.).

Nous considérons, avec Bouvier, le groupe des *Hétéropodes* comme une simple section des Monotocardes. L'ensemble des caractères anatomiques

rapproche en effet si étroitement ces animaux des Prosobranches normaux, qu'il n'est plus possible d'en former un ordre spécial, comme le font la plupart des auteurs. Les Janthines forment très probablement la transition et mènent aux Atlantes, qui ont une coquille turbinée normale, pourvue d'opercule. Les Hétéropodes ne sont donc que des Ténioglosses adaptés à la vie pélagique, et où le pied, en sa qualité d'organe de locomotion, est la partie de l'animal la plus profondément différenciée. A partir des Atlantes, on assiste à la réduction de la masse viscérale et de la coquille chez les Carinaires et les *Pterotrachæa;* ce phénomène, que l'on retrouve dans d'autres groupes, et en particulier chez les Pulmonés, n'a rien d'anormal et ne suffit pas à justifier la séparation des Hétéropodes des Prosobranches ordinaires.

Sténoglosses. — La plupart des Sténoglosses ont au premier coup d'œil la même apparence que les Ténioglosses supérieurs; ils sont pourvus de siphon et leur coquille a un canal. Aussi les anciens naturalistes ne les en avaient pas séparés, et les confondaient dans un même groupe des *Siphonostomes.* Ce sont les *Toxiglosses* et les *Rachiglosses* de Troschel. Bouvier a montré la grande homogénéité de ce groupe des Sténoglosses qu'il a fondé, et qui comprend toutes les formes où la radula, très étroite, a au plus 3 dents par rangée. Le système nerveux est très concentré; il y a toujours un pénis et une trompe rétractile; les conduits salivaires ne traversent pas les colliers nerveux. Il existe toujours une glande spéciale impaire, correspondant à la prétendue glande à venin des Rachiglosses. Le rein est formé de 2 lobes très distincts; l'organe olfactif est le plus différencié qu'on rencontre dans la série des Prosobranches.

Les coupures sont difficiles dans un groupe aussi cohérent; néanmoins on peut distinguer deux séries. La première est plus voisine des Ténioglosses : ce sont les *Fusidés*, les *Purpuridés* et familles voisines, dont R. Perrier fait le groupe des *Pycnonéphridiens.* La seconde comprend les *Volutidés*, *Olividés* et les *Toxiglosses* de Troschel (*Pleurotomidés, Conidés, Térébridés*). Ce sont les *Méronéphridiens*, les plus différenciés de tous les Prosobranches. Cette division concorde mieux avec les observations de Bouvier lui-même que l'ancienne division en Rachiglosses et Toxiglosses que cet auteur avait conservée provisoirement.

Il n'est pas douteux que les Sténoglosses ne soient un rameau détaché des Ténioglosses siphonostomes, et l'évolution peut être suivie facilement pour chacun des organes. Ce sont d'ailleurs les Prosobranches les plus récemment apparus. Il est intéressant de constater que dans le groupe le plus élevé, se manifeste une tendance marquée à la réduction du canal de la coquille : le siphon palléal, toujours très développé, passe simplement par une échancrure profondément creusée du péristome, mais qui ne se prolonge pas en un long tube comme cela a lieu dans les Ténioglosses et les Sténoglosses inférieurs.

1er SOUS-ORDRE. — DIOTOCARDES (*RHIPIDOGLOSSES, SCUTIBRANCHES*) (1).

Branchies bipectinées. Système nerveux pourvu d'une commissure labiale et de cordons pédieux scalariformes. Radula à nombreuses dents latérales. Cœur normalement à 2 oreillettes, traversé

(1) Sur les Prosobranches Paléozoïques, voir Koken, *Neues Jahrb. f. Min. Geol. Pal.*, VI Beilage Band. 1889. — Shaler, *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1888. — Waagen, *Pal. Indica*, Salt-Range fossils, I. — Lindström (Gotland), *Kön. Sv. Vet. Akad. Handl.*, 1884. — Nombreux mémoires de Hall, Œhlert, Whitfield (Wisconsin), Kayser, Klipstein, Walcott, etc.

par le rectum. Coquille souvent nacrée. Organe olfactif non distinct de la branchie.

1er Groupe. — Homonéphridés.

2 *branchies,* 2 *oreillettes égales,* 2 *reins physiologiquement égaux. Pas de palmettes céphaliques.*

1re FAMILLE. — PLEUROTOMARIIDÉS.

Coquille spiralée, turbinée, présentant au labre un sillon profond ou une entaille, qui se bouche en arrière à mesure que l'animal s'accroît. Ce sillon détermine le plan de symétrie (morphologique) de la partie antérieure du corps.

Les Pleurotomariidés sont parmi les plus anciens des Mollusques connus : ils datent en effet du Cambrien. Tout ce qu'on sait de leur organisation autorise à les considérer comme les plus simples et les plus primitifs des Prosobranches. Ces faits sont des plus importants au point de vue phylogénétique. Dans ces formes, en effet, la torsion du corps n'a pas eu pour résultat l'avortement des organes palléaux, rénaux et cardiaques d'un des côtés, et d'autre part l'ensemble du corps a conservé la forme turriculée fondamentale chez les Gastéropodes. Ces deux caractères ne vont plus se trouver réunis dans aucune famille de Prosobranches aujourd'hui vivante.

Koken considère comme la souche commune des Pleurotomariidés, le genre *Rhaphistoma* Hall (type : *R. striata* Emm. sp.) du Cambrien. Dans cette forme importante, il n'y a pas de fissure, mais l'ouverture est trigone, et présente un angle externe très aigu. A ce type sont rapportées des formes déroulées qui forment le genre *Eccyliopterus* Remelé (*Eccyliomphalus* pro parte, fig. 234, B). Il existe entre les deux genres des formes de passage.

Pleurotomaria Defr. (Cambrien-Actuel) (fig. 234). Coquille conique, présentant à son ouverture une fente profonde qui se continue sur les tours de spire par une bande sur laquelle s'infléchissent les stries d'accroissement. La forme de la coquille est très variable et permet de déterminer de nombreuses sections ; les tours de spire peuvent être renflés, lisses, carenés, etc. ; la coquille peut être ombiliquée ou non. Parfois, la fermeture de la fente ne se faisant pas en un seul temps, elle se découpe près du péristome en une série de trous (*Polytremaria* d'Orb.). Dans d'autres formes (*Trochotoma* Desl.) la fente se ferme au bord du labre, mais reste ouverte en arrière. Enfin chez *Ditremaria* d'Orb. il existe deux ouvertures ovales réunies par une fente.

Murchisonia d'Arch. et Vern. (fig. 234, F) diffère de *Pleuroto-*

maria par la longueur beaucoup plus considérable de la coquille qui est turriculée. Il y a d'ailleurs dans le Silurien des formes

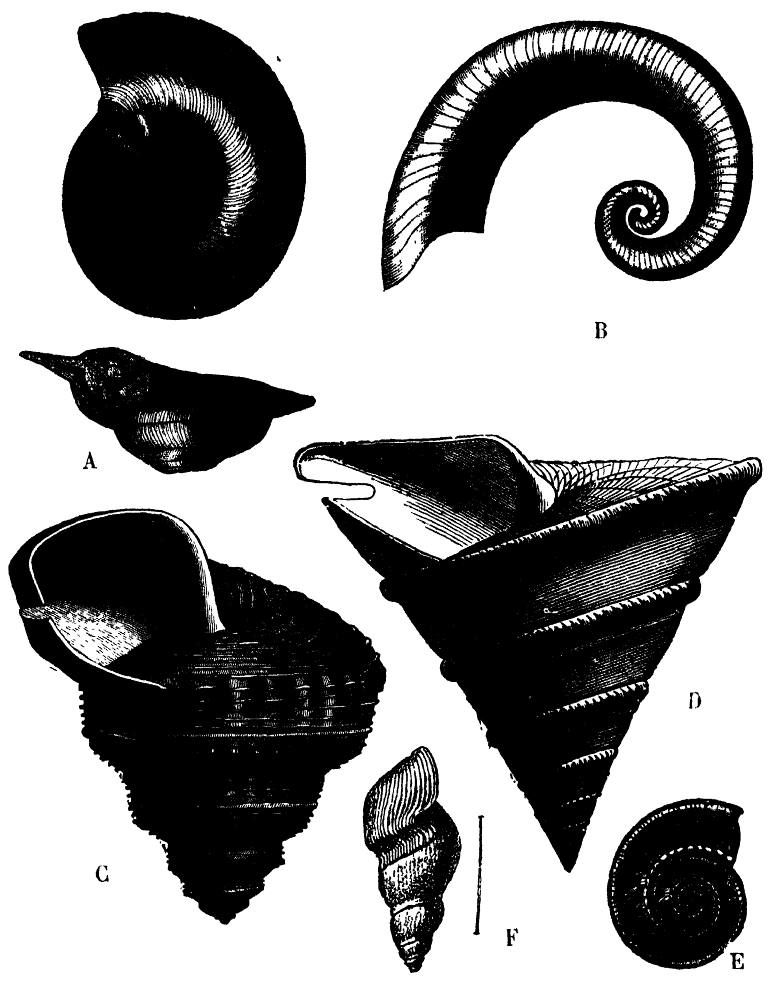


Fig. 234. — *Pleurotomariidés*. — A, *Euomphalopterus alatus* Wahl. sp. Bohémien, Gotland. — B, *Eccyliopterus* (*Eccyliomphalus*) *alatus* Rom. sp. Ordovicien (Römer). — C, *Pleurotomaria anglica d'Orb.* Lias (d'Orbigny). — D, *P. conoidea* Bajocien (d'Orbigny). — E, *P. radians* Laube, Trias de Saint-Cassian (Laube). — F, *Murchisonia crispa* Lindt. Bohémien, Gotland (Lindström).

de passage (groupe de *Pl. bicincta* Hall). Nombreuses espèces du Paradoxidien au Trias.

2e FAMILLE. — BELLÉROPHONTIDÉS.

Cette famille comprend des formes symétriques en général. L'ouverture présente une fente qui se poursuit sur les divers tours de spire, et détermine le plan médian de l'animal. Le péristome est souvent épaissi, et la coquille est doublée d'une mince couche de nacre.

On a d'abord considéré les Bellérophons comme des Céphalopodes. Deshayes a montré qu'ils étaient dépourvus de cloisons et, les comparant aux Atlantes, il les a placés parmi les Hétéropodes. La coquille embryonnaire des *Oxygyrus* est en effet assez semblable à celle des Bellérophons.

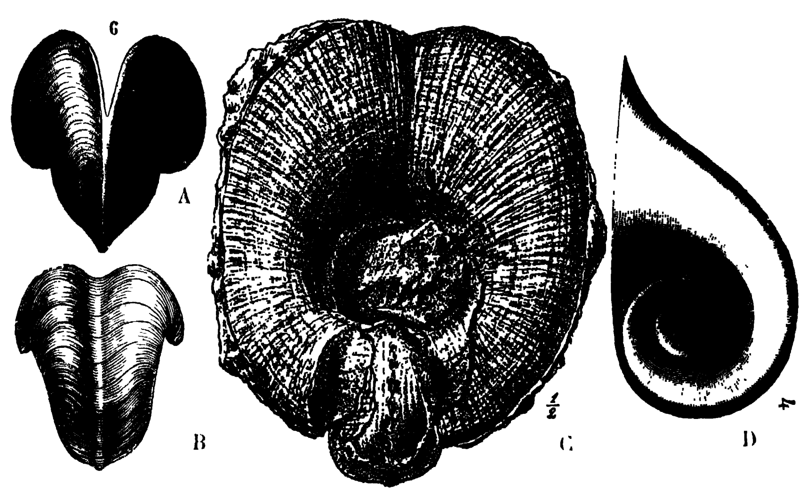


Fig. 235. — Bellérophontidés. — A, *Bellerophon cultrijugatus* F. Röm. Bohémien. — B, *B. bilobatus* Sow. Bohémien. — C, *Tremanotus longitudinalis* Lindt. Gotland. — D, *Salpingostoma megastoma* Eichw. Ordovicien.

Cette opinion est encore partagée par Nicholson. Néanmoins il nous semble bien plus probable, comme l'a avancé Piette, que la présence du profond sillon médian doit être liée à des analogies anatomiques avec les Fissurellidés et les Pleurotomariidés.

D'après Koken, les Bellérophons seraient des descendants directs des Prosobranches primordiaux symétriques, et formeraient une branche indépendante des Pleurotomaires.

Les formes anciennes sont toutes symétriques, et ce n'est que dans le Carbonifère que se manifeste la tendance à l'enroulement dissymétrique : ainsi chez *Stachella* Waag., l'enroulement se fait autour d'un cône extrêmement surbaissé, comme chez les Planorbes.

On peut considérer dès l'Ordovicien deux séries dans le grand genre *Bellerophon* Montf. Dans l'une (type du *B. bilobatus* Sow.,

il n'y a pas de fissure, la bouche est seulement profondément échancrée et bilobée et les stries d'accroissement reproduisent cette échancrure sur la coquille (fig. 235, A, B). Dans le second groupe (*B. contortus* Eichw.) il existe une fissure à bords parallèles (Ordovicien, Permien).

La coquille est largement ombiliquée et présente des ornements spiraux et transversaux chez *Bucania* Hall. Ce sous-genre est relié par des intermédiaires à des formes curieuses du Silurien. Chez *Salpingostoma* Röm. (fig. 235, D), le dernier tour s'élargit d'une manière extraordinaire, et ce tour est dépourvu de sillon et de fissure. Koken a retrouvé la bande correspondant à la fissure sur l'avant-dernier tour, et il a vérifié que les quatre premiers tours étaient identiques à ceux des *Bucania* : ils sont comprimés, ombiliqués et fortement carénés. La disparition de la fissure avant le dernier tour, se présente aussi chez quelques *Bellerophon* du Dévonien (*B. Helena* Hall.). *Tremanotus* Hall (Silurien, fig. 235, C) a le dernier tour encore plus dilaté, mais il présente, au lieu de la simple fissure des Bellérophons, une série de perforations : la fente marginale se ferme et se rouvre périodiquement. Les ornements sont ceux des *Bucania*. Des formes, comme *Bell. Buelli* Whitf., qui présentent des trous peu nombreux avec une fente marginale, font la transition.

3e FAMILLE. — FISSURELLIDÉS.

Coquille très évasée, symétrique ou presque symétrique, parfois pourvue d'une spire rudimentaire. Il existe toujours une fente marginale, submarginale ou apicale, déterminant le plan de symétrie de la cavité palléale. Pas de nacre ni d'opercule.

Les données de l'Embryologie et de Paléontologie, relatives à l'évolution des Fissurellidés, concordent d'une manière remarquable. Le représentant le plus ancien du groupe est le genre *Emarginula* Lk. (Trias, peut-être même Carbonifère-Actuel) (fig. 236, A). La coquille présente un crochet peu développé, enroulé cependant en spirale chez quelques fossiles, mais tout à fait rudimentaire chez les formes actuelles. Le dernier tour très évasé, mais cependant dissymétrique, présente une échancrure large et profonde qui se prolonge loin en arrière par un bourrelet saillant.

Après les Émarginules apparaît dans le Lias le genre *Rimula* Defr. (fig. 236, B), qui a encore un crochet enroulé ou recourbé, dissymétrique, mais la fente médiane devient chez l'adulte une ouverture allongée, submarginale, perforant la forte côte médiane. On voit la fente échancrer tout d'abord le bord de la co-

quille, puis se fermer ultérieurement dans le sous-genre *Semperia* Crosse, tandis que dans le sous-genre *Puncturella* Low. (Jurassique-Actuel) la fente arrive presque jusqu'au crochet.

On arrive ainsi graduellement au genre *Fissurella* Lk., où la spire a complètement disparu et est remplacée par un *trou apical* qui représente précisément la fente des types précédents. Les premières Fissurelles indiscutables datent de l'Oolite. Ce genre est actuellement en progression; les prétendues Fissurelles du Carbonifère et du Dévonien sont très douteuses.

Le développement ontogénique des Fissurelles est particulièrement intéressant. L'animal est d'abord nettement enroulé. A un certain moment apparaît à la coquille une échancrure marginale, située un peu à droite, et

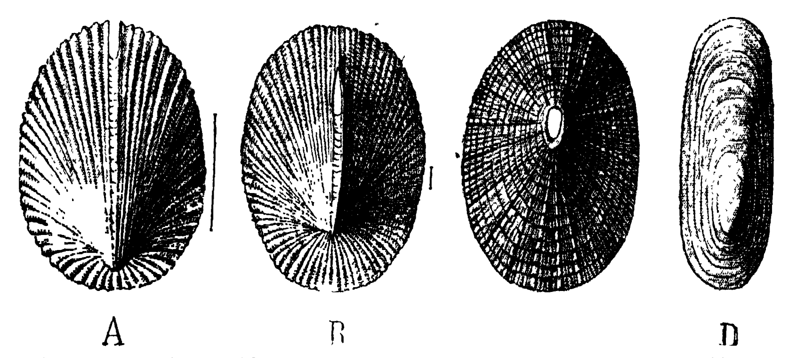


Fig 236. — Fissurellidés. — A, *Emarginula cancellata* Phil. Astien (Sicile). — B, *Rimula Defrancii* Desh. Lutétien. — C, *Fissurella labrata* Lk. Lutétien. — D, *Parmophorus cœlatus* Desh. Lutétien (Deshayes).

correspondant au milieu de la cavité palléale. C'est le stade *Emarginala*. Puis la fente se ferme en avant, et, par suite de la croissance de la coquille, s'éloigne de plus en plus du bord antérieur. C'est le stade *Rimula*, où le crochet est encore bien visible au sommet de la coquille (fig. 232, B). Enfin le crochet s'efface, la coquille s'évase et devient symétrique, et le foramen devient apical (Boutan).

Enfin chez les *Scutum* Montf. (*Parmophorus* Bl.) le trou apical a disparu. La coquille est très aplatie, allongée et tout à fait symétrique (Tertiaire-Actuel).

Le genre crétacé tertiaire et actuel *Scissurella* d'Orb. fait, au point de vue morphologique, la transition entre les Pleurotomariidés, parmi lesquels on le range habituellement, et les Fissurellidés. La coquille est turbinée, mais le dernier tour est très évasé. Le labre a une fente profonde. Coquille nacrée, operculée. Ce genre semble très postérieur aux Fissurellidés; mais c'est peut-être à cause de sa très petite taille qu'il n'est pas connu avant le Crétacé. Il est d'ailleurs toujours rare.

4° FAMILLE. — EUOMPHALIDÉS.

C'est avec de grandes réserves que nous devons placer parmi les Homonéphridés la famille des Euomphalidés, qui fut très importante aux époques paléozoïques, mais qui n'a pas de représentants vivants.

La coquille dissymétrique, très largement ombiliquée, et même parfois presque plane, dépourvue de fissure et de perforation, n'indique pas que l'animal dût présenter des organes palléaux et rénaux pairs. Elle ressemble beaucoup, dans la plupart des cas, à celle des *Solarium*, qui sont des Monotocardes Ténioglosses, et c'est parmi les Solaridés que l'on place en général ces formes paléozoïques. Mais récemment Koken a

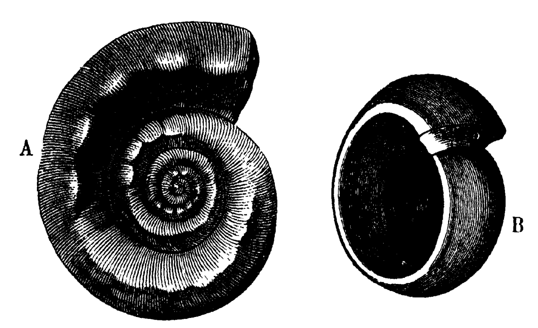


Fig. 237 — Euomphalidés. — A, *Straparollus pugilis* Phill., Carbonifère. — B, *Euomphalus profondus* Conr., Silurien.

montré qu'il existait des formes de passage assez nettes entre les Euomphalidés typiques et les Pleurotomariidés : il y aurait des Euomphales pourvus d'une bande fissurale (*Schizostoma radiatum* d'Arch. et Vern.) qui se relieraient directement aux *Rhaphistoma* (*Ophileta primordialis* Winch.) du Cambrien.

On distingue sous le nom d'*Euomphalus* Sow., les formes carénées, et sous le nom de *Straparollus* Montf., les formes à section ovale. Il y a eu des termes de passage à plusieurs époques (Ordovicien-Trias). On connaît aussi des formes déroulées (*Phanerotinus*, Sow.), et des formes agglutinantes.

Les Euomphalidés persistent probablement jusque dans le Jurassique par le genre *Discohelix* Dunk., pourvu de deux carènes : les formes de passage existent dans le Trias (*E. Cassianus* Kok.).

2e Groupe. — Hétéronéphridés.

Coquille spiralée, nacrée. Corps dissymétrique. 1 ou 2 branchies,

Cœur à deux oreillettes. Rein gauche transformé en sac papillaire; palmettes céphaliques.

1[re] FAMILLE. — HALIOTIDÉS.

Coquille nacrée, auriforme, aplatie, spire très nette, mais très surbaissée. L'ouverture s'étend à presque toute la surface de la coquille et le bord gauche est réfléchi. Il existe une série de perforations, situées à gauche et correspondant à la ligne médiane. Elles sont homologues de la fente péristomale des Pleurotomariidés et des Fissurellidés. Le muscle columellaire, très développé, rejette le corps vers la gauche. Pas d'opercule.

Genre unique : *Haliotis* L. Une espèce dans le Crétacé. Miocène-Actuel (fig. 232, A).

D'après Koken, les Haliotidés auraient pour précurseurs dans le Trias *Temnotropis* Laub., qui a à peu près la même forme, et dont l'ouverture présente une entaille profonde qui se prolonge sur une carène par une bande. Ce genre est considéré comme appartenant aux Pleurotomariidés.

2[e] FAMILLE. — TROCHIDÉS.

Coquille turriculée, sans fente péristomale, operculée. Une seule branchie (gauche).

Groupe très riche en espèces (plus de 1,000), mais très homogène au point de vue anatomique : les sections, considérées parfois comme familles distinctes, sont fondées sur la forme de la coquille et de l'ouverture et sur l'opercule.

La transition aux Haliotidés se fait nettement par les Stomatellinés. La coquille, chez *Stomatella* Lk. (Gault-Actuel) et *Gena* Gray, est évasée, auriforme, et ressemble tout à fait à celle des *Haliotis* : mais elle ne présente pas la ligne de trous caractéristiques. Ce fait est en corrélation avec l'avortement de la branchie gauche. Le muscle columellaire est plus puissant que celui des Trochidés, il repousse le reste du corps vers la gauche comme chez *Haliotis;* pas d'opercule (fig. 232, B).

Les Trochinés proprement dits ont une coquille conique, à base aplatie, à opercule corné, mince et multispiré. La forme de l'ouverture est large, subquadrangulaire.

Les Trochidés sont très anciens, mais il est difficile de rapporter avec certitude certaines formes qui pourraient être placées aussi dans les Littorinidés ou les Capulidés. *Oriostoma* Mun.-Ch. (fig. 238, G, Silurien-Carbonifère) et *Trochonema* Hall. (Silurien, Dévonien, A), dont on connaît l'opercule multispiré et conique, sont bien nettement des Trochidés.

Le genre *Trochus* L., au sens large, est très étendu et mal défini. Il comprend les formes avec ou sans ombilic, dont l'ouverture présente un angle bien marqué au bord columellaire,

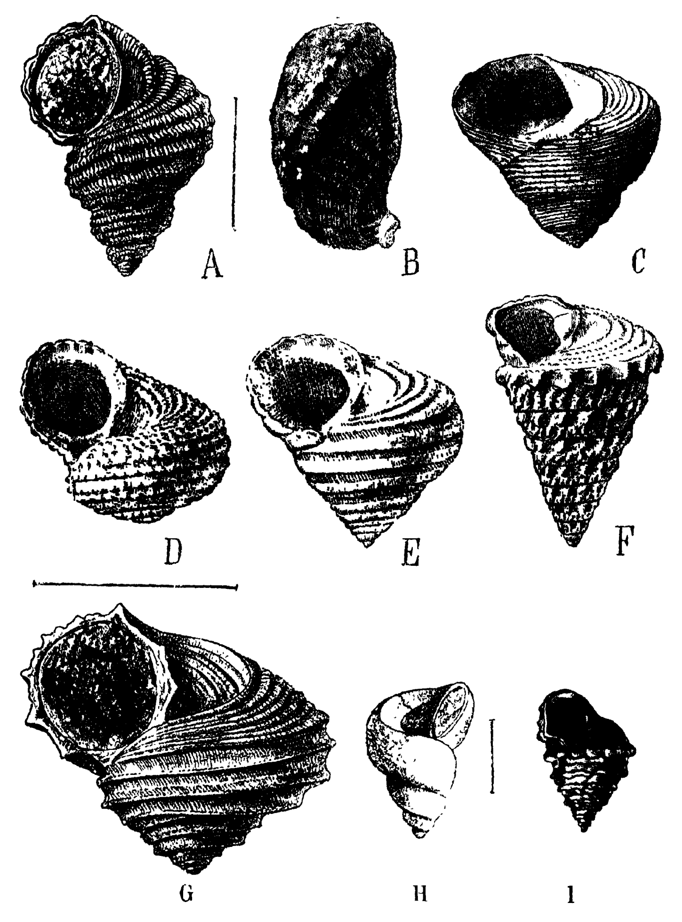


Fig. 238. — A, *Trochonema turritum* Lindst. Gotland (Lindström). — B, *Stomatella phymotis* Lk. Actuel. — C, *Trochus patulus* Brocc. Miocène. — D, *Delphinula lima* Lk. Lutétien. — E, *Turbo Parkinsoni* Bast. Tortonien. Dax. — F, *Trochus crenularis* Lk. Lutétien, Grignon. (B à F, d'après nature.) — G, *Oriostoma acutum* Lindst. Gotland (Lindström). — H. *Trochus* (?) *saratogensis* Walcott. Cambrien sup. New-York. (Walcott). — I, *Trochus podolicus* Dubois, Pontien (Hoernes).

qui est renflé, et dont la base de la coquille est plane (Silurien-Actuel) (fig. 238, C, F, I). Très nombreux sous-genres, répartis en deux groupes, suivant que la coquille est élevée ou surbaissée.

Sur le bord de la columelle se développe une dent saillante chez *Monodonta* Lk. (Trias-Actuel) ou plusieurs dents chez *Craspedotus* Phill. (Jurassique-Actuel).

Delphinula Lk. (fig. 238, D), se distingue de *Trochus* par ses tours de spire beaucoup plus arrondis, dont le dernier s'écarte un peu de l'axe en formant un large ombilic. Ouverture circulaire à bords un peu évasés. Certaines formes plus hautes, à ombilic étroit, forment le passage aux *Trochus*. Les formes arrondies ressemblent davantage aux *Turbo*, mais s'en distinguent par l'opercule qui est corné comme celui des *Trochus*.

Les TURBONINÉS sont pourvus d'un opercule calcaire très épais, aplati sur sa face externe, convexe en dedans et paucispiré. Péristome subcirculaire, moins évasé que dans les Delphinules. La suture des tours de spire est plus ou moins profondément creusée.

Le genre *Turbo* L. (fig. 238, E) est très répandu depuis le Silurien (800 espèces). Mais les caractères tirés de la coquille ne suffisent pas toujours à séparer ce genre des Delphinules et des Trochus quand l'opercule fait défaut.

Le groupe des PHASIANELLINÉS, avec le genre unique *Phasianella* Lk., se distingue facilement à ce que la bouche est ovale en amande, et les tours de spire hauts et saillants. Opercule ovale calcaire et paucispiré (Dévonien [?]-Actuel).

3e Groupe. — Mononéphridés.

Coquille spiralée, non nacrée, une branchie, pouvant avorter. Oreillette gauche rudimentaire. Un seul rein.

1re FAMILLE. — NÉRITIDÉS.

Coquille souvent globuleuse, à tours de spire très enveloppants. Les tours internes peuvent être résorbés. Le dernier tour s'évase, son bord columellaire est rectiligne et limite une lèvre plane ou denticulée, qui peut parfois recouvrir une aire considérable. L'opercule, ovale et paucispiré, est pourvu d'une dent interne ou *apophyse myophore* sur laquelle s'insère un muscle spécial. Il est dit *articulé* (fig. 239).

Chez *Nerita* L. (Crétacé-Actuel) (fig. 239, A), coquille épaisse, tours de spire assez indiqués, bord columellaire du péristome très calleux, et même plissé (s.-g. *Peloronta*, Oken). Formes marines.

Chez *Neritina* Lk. les tours de spire sont réduits, la coquille mince, le bord columellaire tranchant (Jurassique-Actuel). Formes d'eau douce (fig. 239, B).

Dans un certain nombre de *Nerita* l'on peut voir le dernier tour de spire devenir prépondérant au point de masquer presque complètement le reste de la coquille. Ce fait s'exagère encore chez *Velates* Montf. (*V. Schmiedelianus* Chem. Suessonien) (fig. 239, C). Ici la coquille devient tout à fait conique et, quand on la regarde par-dessus, on voit une spire très effacée. La face inférieure présente une ouverture exactement semi-circulaire, mais n'occupant pas tout à fait la moitié de la base : l'aire plane qui forme la lèvre columellaire s'est en effet développée d'une

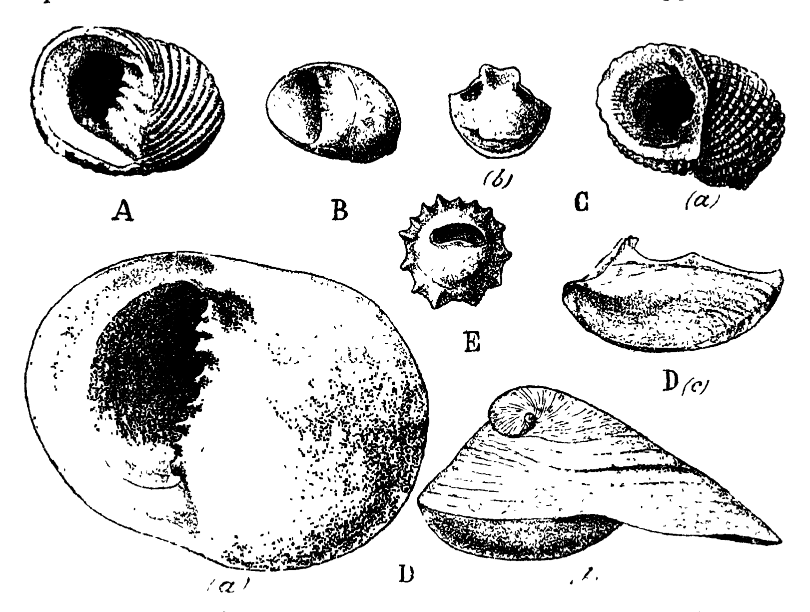


Fig. 239. — Néritidés. — A, *Nerita Plutonis* Bast. Langhien, Mérignac. — B, *Neritina subpicta* d'Orb. Langhien. — C, *Neritopsis radula* L. Langhien, Léognan ; *a*, vu de face (HOERNES) ; *b*, opercule. — D, *Velates Schmiedelianus* Chem. Suessonien, Cuise ; *a*, face inférieure ; *b*, vu de côté ; *c*, opercule. — E, *Pileolus plicatus* Sow. Bathonien (ZITTEL). — A, B, D, d'après nature.

manière excessive : elle se termine par un bord droit muni de fortes dents.

Le dernier terme de cette série est formé par *Pileolus* Sow. (fig. 239, E) dont la spire est aussi très réduite, et qui, par sa face supérieure, ressemble à une Siphonaire ou à une Patelle. Mais sur la face inférieure la bouche est réduite à une ouverture assez petite, en forme de croissant (Jurassique-Éocène).

Ces deux derniers genres nous montrent presque entièrement réalisée la symétrie bilatérale du dernier tour de spire. Ce fait se retrouve encore plus net chez *Navicella* Lk., genre récent, à

coquille très évasée, sans cal ni lèvre épaissie, remarquable en ce que le muscle columellaire se dispose en fer à cheval comme chez les Patelles, et passe pour cela sous le tortillon rudimentaire, mais encore visible. Ajoutons que cette symétrie est purement extérieure : les organes palléaux eux-mêmes et tous les autres systèmes restent bien plus dissymétriques que chez les Homonéphridés. Ainsi les Néritidés nous montrent un nouvel exemple de cette tendance à la symétrie bilatérale extérieure qui se manifeste, par l'évasement du dernier tour de spire, chez des animaux notoirement dissymétriques.

Il nous reste à indiquer quelles sont les formes fossiles qui semblent rattacher le type des Néritidés aux autres groupes de Diotocardes. Ce sont les *Neritopsis* Grat. qui ont encore une coquille épaisse, à bouche semi-circulaire, à lèvre très épaisse, aplatie et à bord droit. Mais les tours de spire sont mieux détachés que chez les Nérites, dont ce genre se distingue par une large échancrure carrée au milieu de la lèvre columellaire. Dans cette échancrure s'articule un processus lamellaire de l'opercule qui offre ainsi une forme spéciale. Cet opercule a été décrit sous le nom de *Peltarion* et sa nature a été très discutée; on en a fait successivement une valve de Brachiopodes (Quenstedt), une coquille interne de Céphalopode (Deslongchamps), un Chiton (Moore), jusqu'au moment où Beaudoin a décrit cet opercule en place sur des moules de *Neritopsis* (fig. 239, C).

D'après la forme de l'opercule, Fischer réunit aux Néritidés le genre *Naticopsis* M'Coy, qui, par la forme de sa coquille, ressemble davantage à une Natice. Les *Naticopsis* apparaissent dans le Dévonien supérieur (Koken). Les formes plus anciennes attribuées à ce genre seraient des *Platyceras*.

2e FAMILLE. — HÉLICINIDÉS.

Famille récente, qu'on doit considérer comme un groupe de Néritidés adaptés à la vie terrestre par simple avortement de la branchie. Coquille et opercule très semblables à ceux des Néritidés.

2e SOUS-ORDRE. — HÉTÉROCARDES (*CYCLOBRANCHES, DOCOGLOSSES*).

Une branchie au plus, bipectinée; parfois, lamelles respiratoires circumpalléales. Système nerveux analogue à celui des Diotocardes. Radula à 12 dents au plus. Cœur à une seule oreillette, non traversé

par le rectum. 2 reins à droite du péricarde. Coquille conique nacrée, non turbinée à l'état adulte; pas d'opercule.

L'évolution qui a déterminé chez les Hétérocardes la forme conique de la coquille et la symétrie bilatérale extérieure, est nettement indiquée par l'embryologie de la Patelle (Patten). L'animal est d'abord enroulé, puis s'étale en prenant la symétrie bilatérale; le tortillon disparaît et le muscle columellaire s'étend en fer à cheval.

Les genres *Helcion* Montf. (Jurassique) (Crétacé, fig. 232, F), et *Lottia* Gray (récent) ont conservé un faible crochet qui disparaît complètement chez *Tectura* Gray et *Patella* L.

Les *Tecturidés* sont les Hétérocardes les moins éloignés de la série normale des Diotocardes; ils ont une branchie bipectinée, et le ventricule n'a qu'une seule chambre. Il est presque impossible de distinguer les coquilles de *Tectura* Gray (*Acmæa* Esch.) en l'absence de l'animal; aussi les formes fossiles sont-elles souvent rapportées indistinctement au genre *Patella* L. (fig. 232, E).

Des formes patelloïdes se rencontrent dès le Cambrien inférieur à *Olenellus* en Amérique : elles forment le genre *Scenella* Bill. Mais on doit être assez réservé sur leur attribution. Une partie des prétendues Patelles du Silurien sont des Brachiopodes ou des Capulidés.

3e SOUS-ORDRE. — MONOTOCARDES (*PECTINIBRANCHES*).

Une seule branchie, monopectinée; cœur à une seule oreillette, non traversé par le rectum. Organe olfactif distinct de la branchie. Un seul rein fonctionnel; le rein gauche représenté par une glande spéciale (glande néphridienne). Radula à peu de dents. Coquille non nacrée.

1er Groupe. — Ténioglosses.

Radula normalement à sept dents. Ganglions buccaux éloignés des cérébroïdes. Pas de glande spéciale impaire (glande à venin).

A. — Rostrifères.

Mufle variable, contractile, invaginable. Organe olfactif filiforme. Rein formé d'un seul lobe. Coquille holostome.

Ce groupe des Ténioglosses est incontestablement le plus rapproché des Diotocardes et particulièrement des Hétéronéphridés par son anatomie. C'est aussi le plus ancien. Il est même

probable qu'il s'est détaché des Diotocardes dès l'époque primaire. Ainsi Koken donne comme ancêtre aux Littorines et surtout aux Cyclophores le genre *Polytropis* de K., allié aux *Omphalostoma* qui sont des Trochidés. Cette coïncidence remarquable entre les données morphologiques et une hypothèse paléontologique mérite tout au moins d'être signalée.

1re FAMILLE. — PALUDINIDÉS.

Coquille turbinée, à péristome ovale, simple, presque continu. Opercule circulaire, multispiré. Tours de spire tantôt lisses, tantôt tuberculés ou carénés.

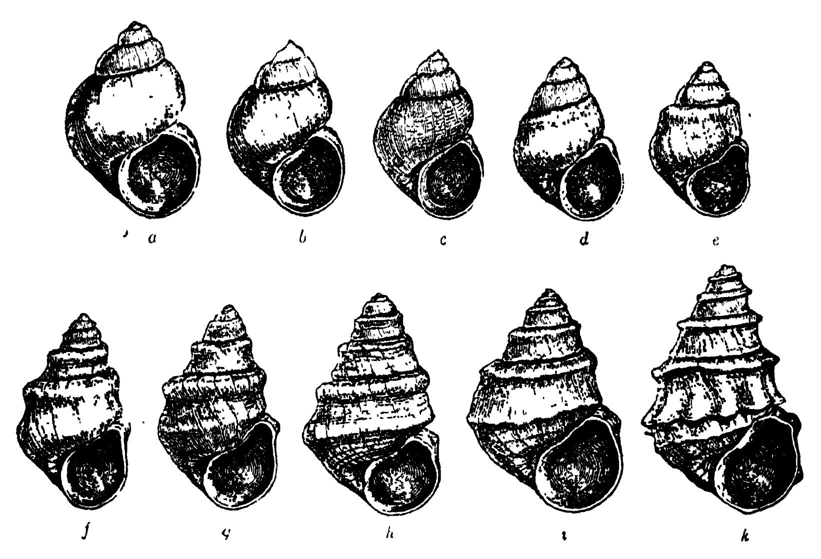


Fig. 240. — Série de formes de Paludines des couches de Slavonie. — *a*, *Paludina* (*Vivipara*) *Neumayri* Fuchs. des couches les plus anciennes ; *k*, *P.* (*Tulotoma*) *Hœrnesi* Fuchs. des couches les plus récentes; *b* à *i*, quelques-unes des formes intermédiaires (Neumayr).

L'extrême variabilité des Paludinidés, au point de vue de l'ornementation, est un des faits les plus importants pour l'étude de l'influence du milieu sur la mutabilité des espèces.

Les faits les plus intéressants à cet égard ont été mis en lumière par Neumayr au sujet des Paludines des couches de Slavonie (Miocène supérieur). Chaque assise semble au premier abord caractérisée par une forme distincte, et les formes des bancs extrêmes sont extrêmement différentes : les premières appartiennent au genre *Vivipara* Lk. à tours lisses et renflés (*P. Neumayri*), les dernières au genre *Tulotoma* Haldeman (*P. Hœrnesi*) à tours concaves fortement carénés. Or, en examinant avec soin un très grand nombre d'exemplaires d'un même gisement, on en découvre quelques-uns qui sont identiques aux formes typiques des gisements immédiatement inférieurs ou immédiatement supérieurs, ainsi que d'autres qui établissent

les transitions les mieux ménagées entre ces types distincts. L'on peut ainsi constituer une série de formes absolument continue entre les termes extrêmes (fig. 240).

Ce même processus de variation s'est reproduit à diverses époques, dans des localités diverses, mais toujours dans des conditions identiques. Ainsi les Paludines de l'île de Cos (Éocène), celles que l'on trouve actuellement dans un grand lac de Chine (Yun-nan), et dans le Tanganyika, présentent exactement les mêmes variations, et l'on y voit nettement les formes carénées et tuberculées dériver des formes lisses.

Les *Vivipara* Lk. (*Paludina* p. p. Lk.) sont des formes lisses très répandues dans tous les dépôts d'eau douce depuis le Jurassique supérieur. *Vivipara suessoniensis* Desh. (Lignites du Soissonnais), *V. aspersa* Mich. (Calc. de Rilly).

Les *Tulotoma* Haldem. sont les formes carénées qui apparaissent à la fin du Crétacé en Amérique.

2e FAMILLE. — CYCLOPHORIDÉS.

Les genres *Cyclophorus* Montf. et *Cyclotus* Guilding, qui sont terrestres et existent depuis le Crétacé supérieur, ont été considérés longtemps comme sous-genres de *Cyclostoma*. L'anatomie montre que ce sont des Paludines adaptées à la vie aérienne; ils en diffèrent principalement par l'avortement de la branchie et certaines modifications du rein; le système nerveux est plus rapproché encore de celui des Diotocardes. La coquille peut reproduire divers aspects des Cyclostomes : elle peut être allongée, dépourvue d'ombilic, à ouverture ovale, ou bien arrondie, très profondément ombiliquée, à ouverture ronde, tranchante ou réfléchie. L'opercule est calcaire dans *Cyclotus*.

3e FAMILLE. — AMPULLARIIDÉS.

La coquille des *Ampullariidés* est plus globuleuse que celle des Paludines, l'ouverture est circulaire et entière, le péristome légèrement infléchi. L'animal est tout à fait aberrant. Il possède une branchie et un poumon. Son système nerveux est très concentré sur la ligne médiane. Il est difficile de distinguer les Ampullaires fossiles des Natices. La plupart des formes décrites comme Ampullaires dans l'Éocène sont probablement des Natices. On en connaît cependant une espèce authentique dans le Danien de Rognac.

4e FAMILLE. — LITTORINIDÉS.

Coquille épaisse, conique ; ouverture circulaire ou ovale discontinue à tours de spire arrondis. Opercule corné, spiral.

Certaines formes de Trochidés ressemblent beaucoup extérieurement à des Littorines ; elles en diffèrent principalement par la forme de l'ouverture et la présence de la nacre. Mais cette substance est rarement conservée chez les fossiles anciens ; aussi la position systématique de diverses formes telles que *Eunema* Salt., *Isonema* M. et Worth., n'est-elle pas encore bien fixée.

Les Littorinidés vivent dans la zone la plus élevée du littoral, et peuvent rester assez longtemps hors de l'eau.

Littorina Fér. (Lias-Actuel). Coquille dépourvue d'ombilic, à péristome presque circulaire (fig. 241, A).

Lacuna Turton. Forme très voisine : ouverture prolongée en avant et en arrière ; abondante dans l'Éocène.

Planaxis Lk. (Miocène-Actuel). Forme plus allongée : ouverture longue, rétrécie.

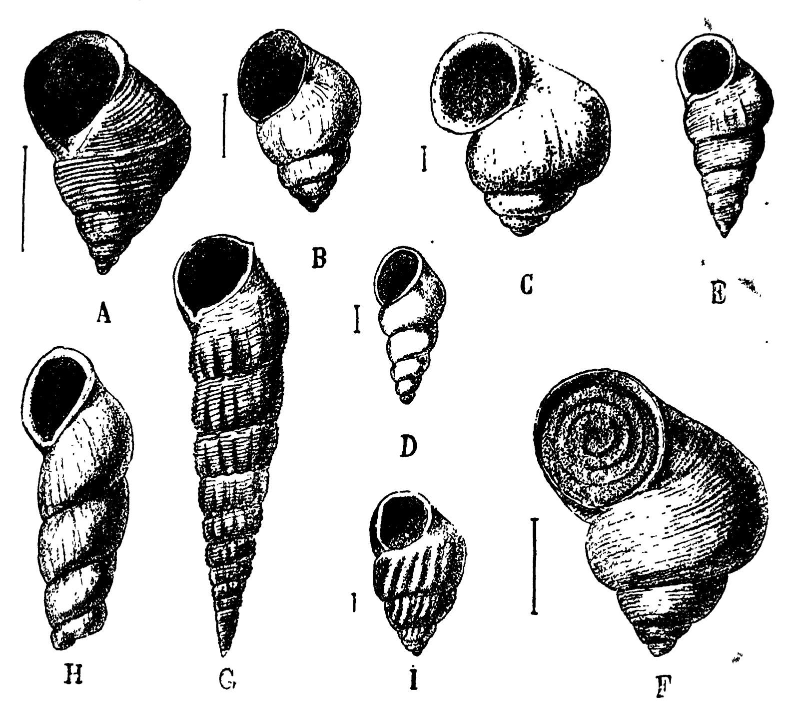


Fig. 241. — Ténioglosses rostrifères. — A, *Littorina subangulata* Desh. Barthonien. — B, *Bithynia tentaculata* L. Quaternaire, Actuel. — C, *Valvata parvula* Desh. Suessonien, Rilly. — D, *Hydrobia pusilla* Desh. Calc. de Saint-Ouen. — E, *Cyclostoma* (*Megalostoma*) *mumia* Lk. Lutétien. — F, *Cyclostoma antiquum* Brongn. Tongrien. — G, *Diastoma costellatum* Lk. Parisien. — H, *Truncatella parisiensis* Desh. Lutétien. — I, *Rissoa misera* Desh. Suessonien (Deshayes).

Les *Fossarus* Phil. (Tertiaire-Actuel) ont une tendance à se dérouler un peu comme les Delphinules.

5e FAMILLE. — BITHYNIIDÉS.

Coquille plus allongée que celle des Littorinidés; ouverture plus échancrée, discontinue; test mince, opercule calcaire. Formes d'eau douce.

Bithynia Leach (Tertiaire-Actuel) (fig. 241, B). Peu répandu,

depuis le Wealdien. La plupart des formes décrites comme Bithynies sont des Hydrobiidés.

6e FAMILLE. — CYCLOSTOMIDÉS.

Les Cyclostomes ne sont autre chose que des Littorines complètement adaptées à la vie terrestre. La branchie, déjà réduite chez ces derniers animaux, avorte chez le Cyclostome, dont le prétendu poumon n'est autre chose que la cavité palléale non autrement modifiée. La coquille est très variable. Chez les *Cyclostoma* Montf. (Lk. sens. str.) elle est conique, mince, faiblement ombiliquée. Le péristome est tranchant, ovale, discontinu ; l'opercule calcaire, paucispiré. *C. antiquum* Br. Tongrien (fig. 241, F) (Tertiaire-Actuel). Dans *Otopoma* Gray le péristome se réfléchit en une lèvre interne. *Pomatias* Stud. est très allongé, à péristome réfléchi ; *Megalostoma* Guild. a une petite dépression près de la bouche (*C. mumia* Lk. Parisien) (fig. 241, E).

Les Cyclostomidés datent du Crétacé moyen et sont très abondants dans les dépôts d'eau douce et d'estuaire. L'animal devait vivre sur la terre ferme.

7e FAMILLE. — HYDROBIIDÉS.

Petites formes d'eau saumâtre, à coquille plus allongée que celle des Bithynies, et à tours de spire nombreux. Coquille lisse.

Hydrobia (fig. 241, D.) (Jurassique-Actuel).

8e FAMILLE. — RISSOIDÉS.

Formes marines, aussi de très petite taille ; animal voisin des Bithynies. Test épais et pourvu de fortes côtes transversales. Le péristome est bordé du côté externe par une côte très épaisse.

Rissoa Fréminv. (fig. 241, I) est relativement raccourci (Jurassique supérieur-Actuel).

Keilostoma Desh. est très allongé, et avait été placé autrefois dans les Mélanies. Le péristome est bordé d'une bande aplatie, striée dans le sens de sa longueur ; les tours de spire sont peu convexes (Crétacé, Éocène).

Diastoma Desh. (fig. 241, G) est encore plus allongé et multispiré ; la bouche est oblique et ovale. L'ouverture est tranchante, mais il existe des varices correspondant à des phases de repos dans l'accroissement (Tertiaire). Ces formes nous amènent progressivement à l'importante famille des Mélanidés.

Les *Truncatellidés* sont aussi de très petites formes terrestres ou littorales peu différentes des *Rissoa* (Tertiaire-Actuel) (fig. 241, H).

9e FAMILLE. — VALVATIDÉS.

Type synthétique et archaïque se rattachant surtout aux Bithynies, mais présentant des caractères de Diotocardes et de Pulmonés. Formes d'eau douce.

La coquille de *Valvata* Müll. est petite, à tours de spire arrondis ou carénés, à ombilic plus ou moins prononcé. La bouche est presque circulaire et l'opercule multispiré (fig. 241, C). Les premières Valvées authentiques sont du Purbeckien.

On rapproche souvent des Valvées les *Cæcum* Flem. enroulés dans le jeune âge, puis recourbés ou rectilignes, et pouvant perdre leur tortillon. Ce sont des Mollusques presque microscopiques.

10e FAMILLE. — CAPULIDÉS.

Les *Capulidés* sont parmi les plus anciens des Monotocardes; ils apparaissent dès le Cambrien le plus inférieur, et sont par suite bien antérieurs à toutes les formes que nous venons d'étudier. Pour Bouvier, ils proviennent directement des Diotocardes, et en particulier des Trochidés. Ils se réduisent en deux sections bien distinctes.

Chez les CALYPTRÆINÉS la coquille est en forme de cône très surbaissé, la spire est à peine marquée; la cavité de la coquille est divisée par une cloison contournée qui s'arrête en avant. Certaines Calyptrées fossiles (*Trochita* Schum., *Galerus* Gray) ont les tours de spire encore bien visibles (*Tertiaire*, Actuel) (fig. 242, C). Chez *Crepidula* Lk. (fig. 242, D), cette disposition s'exagère : la coquille est très aplatie, et la lame calcaire interne se réduit à un mince feuillet horizontal parfois très réduit (Crétacé-Actuel).

C'est dans le groupe des HIPPONICINÉS qu'on trouve les formes anciennes de cette famille. La coquille est très épaisse, le dernier tour de spire est devenu tout à fait prépondérant, et la coquille a la forme d'un cône plus ou moins recourbé. Le muscle columellaire a la forme de fer à cheval. Le genre *Platyceras* Conr. comprend les formes paléozoïques; il a un crochet encore très développé, à plusieurs tours de spire (Ex : *Pl. neritoides* Phill. Carbonifère de Visé). L'animal vit fixé sur des Crinoïdes ou sur des pierres et l'ouverture prend la forme irrégulière du support (fig. 243). Les *Platyceras* sont très abondants du Cambrien au Dévonien, deviennent plus rares à partir du Carbonifère. Le nom de *Capulus* Montf. est actuellement réservé aux formes plus récentes à partir du Trias. Il y a une dizaine d'espèces vivantes.

Hipponyx Defr. (fig. 242, A, B) est plus nettement conique et le crochet n'est pas spiralé. L'animal sécrète un disque calcaire sur

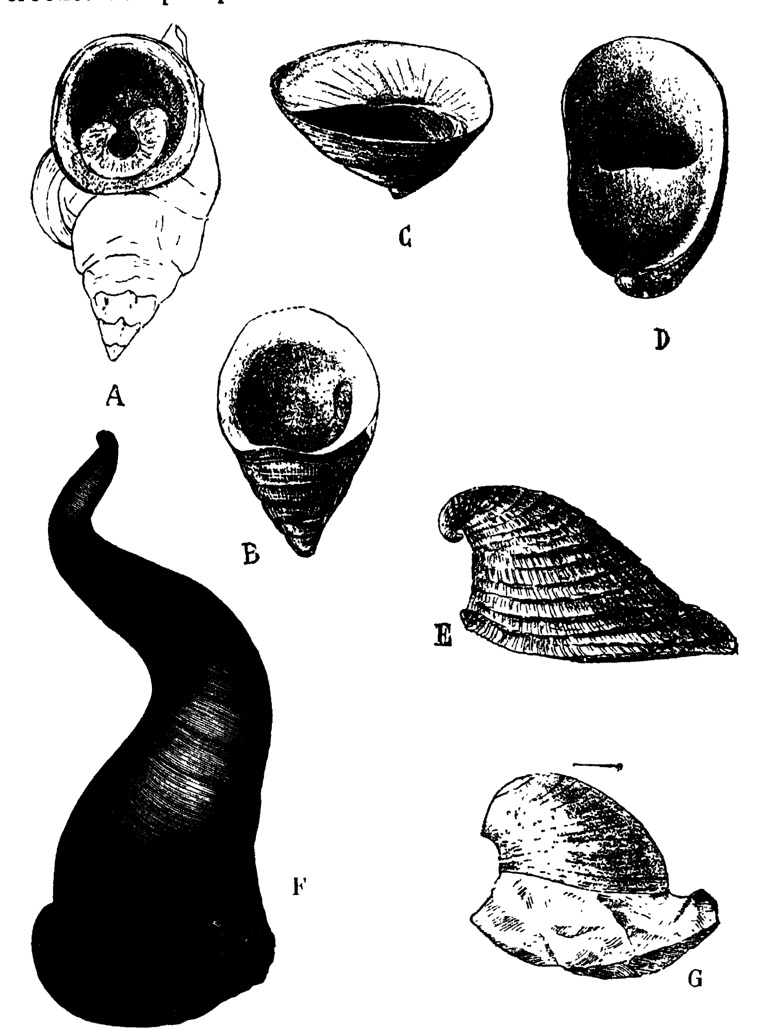


Fig. 242. — Capulidés. — A, *Hipponyx cornucopiæ* Defr. Lutétien. Disque pédieux fixé sur une coquille de *Fusus*. — B, coquille montrant l'impression musculaire en fer à cheval. — C, *Calyptræa* (*Galerus*) *trochiformis* Lk. Lutétien. — D, *Crepidula gibbosa* Defr. Langhien. — E, *Hipponyx sublamellosus* Desh. Lutétien. — F, *Platyceras* (*Acroculia*) *anguis* Barr. Bohémien, Bohême. — G, *Platyceras primævum* Bill. Cambrien inférieur.
A, B, C, E, d'après nature; D, Hoernes; F, Barrand; G, Walcott.

lequel il vit fixé, et qui porte une impression profonde en fer à cheval, correspondant au muscle pédieux (Crétacé supérieur et Éocène).

11e FAMILLE. — PSEUDOMÉLANIIDÉS.

Cette famille nous ramène à des formes initiales qui rappellent un peu celles des *Bithynidés* et des *Rissoïdés*, mais qui sont bien plus grandes et plus allongées. Ouverture ovale, généralement entière, quelquefois légèrement échancrée ou canaliculée. Formes marines, à tours de spire peu renflés.

Cette famille débute dès le Silurien par des formes à tours de spire un peu renflés, telles que *Loxonema* Phill. dont le péristome est sinueux et le spire très allongé (Silurien, Trias); *Macrocheilus* Phill. (fig. 244, A), bien plus raccourci, à bouche en forme d'amande (Dévonien, Trias); *Orthonema* M. et W., à bouche anguleuse, à labre presque droit (Carbonifère). Ces formes ont des stries d'accroissement très marquées qui sont les seules saillies de la coquille. Elles renferment la plupart des espèces paléozoiques et triasiques décrites anciennement comme des Turritelles ou des Cérithes. Elles disparaissent à la fin des terrains primaires et sont remplacees par les suivantes :

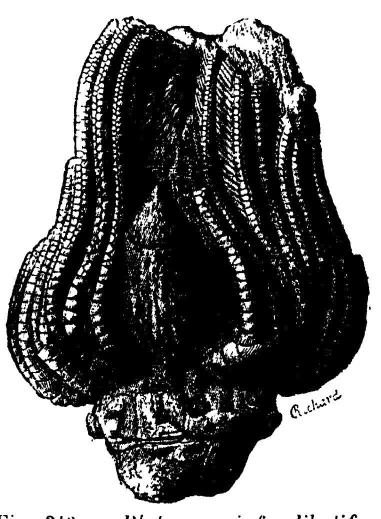


Fig. 243. — *Platyceras infundibuliformis* Hall. sur *Platycrinus hemisphæcusri* Carbonifère, Keokuk (collection géologique du Muséum).

Pseudomelania Pictet et Camp. (*Chemnitzia* d'Orb.) (fig. 244, B). Coquille turriculée, allongée, à tours de spire très peu bombés, atteignant souvent une grande taille. Péristome discontinu, très arrondi au bord antérieur, très anguleux au bord postérieur. La délimitation du genre et des sous-genres a beaucoup varié. Nombreuses espèces depuis le Trias jusqu'à la fin du Tertiaire. En particulier le Trias alpin d'Esino et de Saint-Cassian en renferme des quantités considérables.

Bayania Mun. Ch. (fig. 244, C) se distingue par des côtes longitudinales et transversales limitées aux premiers tours de spire, le dernier est lisse. Le péristome n'est plus aussi exactement arrondi que dans *Pseudomelania :* près de la columelle se trouve une faible dépression qui est la première indication d'un siphon.

L'importante famille des Pseudomélaniidés, entièrement

éteinte, est considérée justement comme la souche commune des Mélaniidés et des Cérithidés : ces deux rameaux sont devenus bientôt plus importants que la forme primitive elle-même, qui s'éteint dans les temps tertiaires. Quoique l'anatomie des Pseudomélaniidés soit naturellement inconnue, il est légitime de supposer que l'animal devait avoir une constitution très voisine des formes simples des Rostrifères (Rissoïdés, Littorinidés) dont les Mélaniidés sont d'ailleurs encore peu éloignés.

12e FAMILLE. — MÉLANIIDÉS.

Formes d'eau douce, à épiderme épais. Ouverture en avant entière, ou plus ou moins échancrée et sinueuse, discontinue en arrière. Opercule corné et spiral.

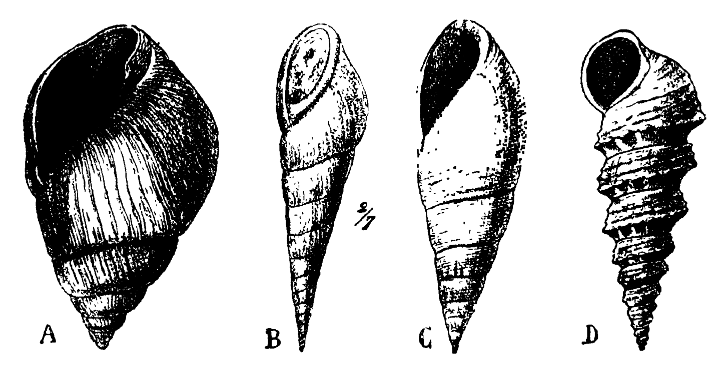


Fig. 244. — Pseudomélaniidés et Mélaniidés. — A, *Macrocheilus arculatus* Schl. Eifélien, Paffrath (ZITTEL). — B. *Chemnitzia columna* d'Orb. Rauracien (D'ORBIGNY). — C, *Bayania lactea* Lk. Lutétien (d'après nature). — D, *Melania inquinata* Defr. Suessonien (DESHAYES).

Les Mélaniidés semblent s'être détachés de la famille précédente à l'époque du Trias, et renferment toutes les formes qui ont depuis cette époque émigré vers les eaux douces. C'est dans ce groupe que l'on peut suivre le processus qui conduit graduellement à la formation du canal siphonal.

Melania Lk. (fig. 244, D), est caractérisé par la forme de l'ouverture entière, arrondie en avant. La coquille offre les plus grandes variations dans sa forme et la nature de ses ornements. Elle peut être très longue, acuminée, ou courte et ramassée, à bouche étroite ou élargie, lisse, à côtes ou à carènes. Quand des Cérithes et des Mélanies se trouvent ensemble dans des couches saumâtres, ils varient parallèlement et présentent les mêmes ornements (Crétacé, Tertiaire, Actuel).

Les formes les plus anciennes, à bouche entière, se rencon-

trent dans le Wealdien (*Goniobasis* Lea, *etc.*). Elles sont très voisines des types vivant actuellement en Amérique.

Melanopsis Fér. (fig. 245), est plus répandu que *Melania* à l'état fossile : ce genre également très variable dans sa forme, accuse une échancure plus ou moins profonde en avant qui est la première indication d'un canal siphonal. Le péristome est épaissi en une callosité sur le bord columellaire. Les *Melanopsis* ont vécu dans les eaux chaudes, douces ou saumâtres, depuis le Crétacé moyen. Elles sont particulièrement abondantes dans les couches à Congéries du Miocène supérieur.

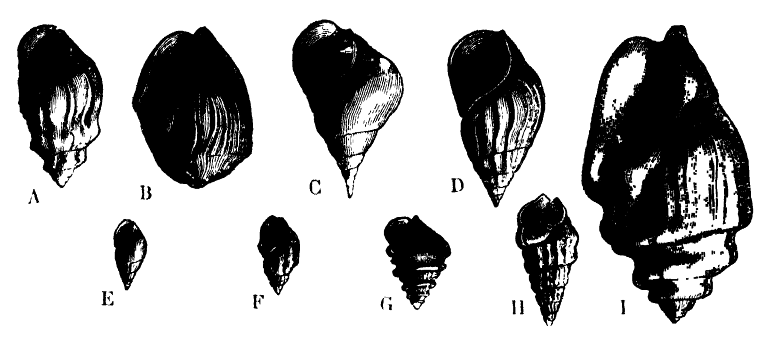


Fig. 245. — Mélanopsidés du Miocène supérieur. — A, *Melanopsis Heldreichi* Neum. — B, *M. vindobonensis* Fuchs. — C, *M. Gorceiri* Tourn. — D, *M. Proteus* Tourn. — E, *M. pygmæa* Partsch. — F, *M. Bouei* Fér. — G, *M. ætolica* Neum. — H, *Melanoptychia Bittneri* Neum. — I, *Melanopsis Martiniana*, Fér.

Enfin dans le genre *Faunus* Montf. (*Pirena* Lk.), le canal s'accentue davantage et échancre profondément le bord antérieur (Crétacé supérieur, Éocène).

13e FAMILLE. — CÉRITHIDÉS.

Dans l'ancienne classification des Ténioglosses, fondée principalement sur la forme de la coquille, on était amené à séparer les *Cérithidés*, qui sont siphonostomes, des Mélanies holostomes. L'anatomie montre que les deux groupes sont intimement unis et forment ensemble un passage très naturel entre les formes inférieures de Ténioglosses, à fausse branchie filiforme, à système nerveux dialyneure, et les formes supérieures à fausse branchie bipectinée, à système nerveux zygoneure (Bouvier).

Au point de vue même de la coquille, des transitions ménagées se rencontrent : les premières formes nettement marines, ont un canal encore peu marqué, puis ce canal s'exagère et

peut enfin tendre de nouveau à disparaître dans les formes qui redeviennent adaptées aux milieux saumâtres.

Coquille turriculée, à tours de spire peu bombés; le bord libre est généralement mince et sinueux, parfois il s'étale et s'épaissit. La columelle porte souvent des plis qui se continuent en spirale sur toute la longueur.

Les Cérithidés sont excessivement abondants dans les formations littorales; surtout depuis le Tertiaire leur variabilité est telle que les espèces, même prises avec des définitions assez larges, sont au nombre de plus de 1,000 fossiles et 350 vivantes. Les Cérithes fréquentant principalement les eaux chaudes et les estuaires, ont été particulièrement abondants dans les lagunes, de l'Éocène au Miocène supérieur : les bassins de Paris, de l'Aquitaine, de Vienne, en renferment des quantités innombrables (fig. 246).

Nous considérerons avec Fischer dans cette famille deux grands genres bien distincts subdivisés eux-mêmes en nombreux sous-genres importants.

1° Les *Cerithium* Adanson sont dépourvus d'épiderme, ont la bouche ovale à canal généralement bien développé. Ils sont marins (Trias-Actuel). Au point de vue anatomique, les *Cerithium* sont dialyneures, ont un manteau frangé, un opercule ovale. Quelques formes anciennes du Trias et du Jurassique (*Fibula* Piette), ont un canal rudimentaire et ressemblent beaucoup à des Mélanies ou même à des *Pseudomelania* (*F. undulosa* Piette, Bathonien). Chez les *Cerithium* (sens. str.) le canal est assez long, peu réfléchi, la bouche assez allongée et oblique, est bordée par une lèvre calleuse du côté interne. Le sous-genre *Vertagus* Kl., qui renferme un très grand nombre d'espèces vivantes et fossiles, a le canal très développé, et fortement recourbé en arrière de manière à se coucher parfois sur le reste de la coquille (*C. nudum* Lk. Lutétien) (fig. 246, B). Les deux lèvres du canal se replient en avant l'une de l'autre de manière à laisser une fente droite, qui peut même s'obturer complètement chez *Eustoma* Piette (*E. tuberculosa* Piette, Bathonien) et *Ditretus* Piette (*D. Rostellaria* Buv. Rauracien).

2° Les formes d'eau douce ou d'eau saumâtre rentrent dans le grand genre *Potamides* Brongn., qui au point de vue anatomique est caractérisé par un système nerveux plus ou moins nettement zygoneure, un manteau peu frangé et opercule circulaire. Coquille pourvue d'un épiderme, à ouverture arrondie, abstraction faite du canal (fig. 246, D, G, J).

La forme de la coquille est assez variable. Les *Cerithidea* Sw.

ont une bouche arrondie, à siphon peu marqué, à columelle tronquée obliquement (*C. lapidum* Lk. Lutétien) (fig. 246, G). Les *Bittium* Leach ont un canal normal, droit et court, la bouche

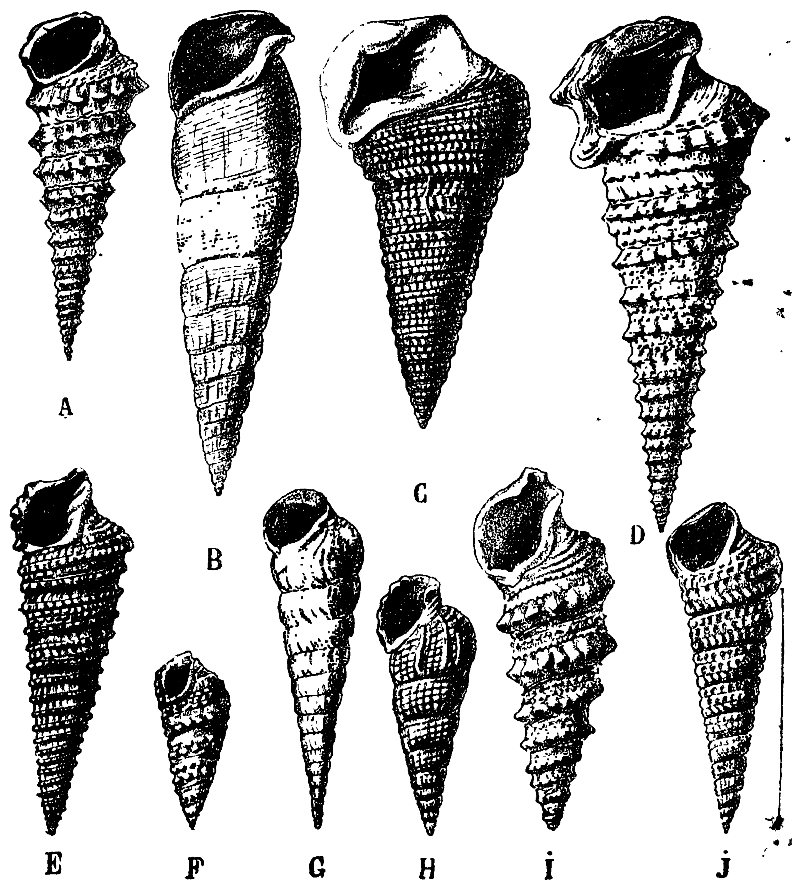


Fig. 246. — Cérithidés. — A, *Cerithium cristatum* Lk. Lutétien. — B, *C.* (*Vertagus*) *nudum* Lk. Lutétien. — C, *C.* (*Tympanotomus*) *margaritaceum* Brocc. Langhien.— D, *Potamides tricarinatum* Lk. Lutétien. — E, *Cerithium trochleare* Lk. Tongrien. — F, *Cerithium pictum* Bast. Tortonien-Astien. — G, *P.* (*Cerithidea*) *lapidum* Lk. Lutétien. — H, *C.* (*Bittium*) *plicatum* Brug (Oligocène et Miocène). — I, *C. mutabile* Lk. Suessonien. — J, *P. Lamarcki* Desh. Tongrien. (A, B, D, E, G, H, I, J, d'après nature ; C, F, Hœrnes.)

ovale et le labre tranchant. Des bourrelets transverses se voient sur tous les tours de spire (*C. plicatum* Brug., *C. cinctum* Brug., Oligocène). Les *Telescopium* Montf. ont la bouche quadrangulaire, la columelle très tordue (*C. Cordieri* Desh., *C. tuberculosum*

Desh. Éocène). L'ouverture se prolonge en un labre épaissi chez *Pyrazus* Montf. (*P. ebeninus* Brug. Actuel). Enfin les *Potamides* (sens. str.) exagèrent ce caractère, et ont un labre étalé et épaissi qui prolonge fort loin le bord de l'ouverture. C'est la première indication du caractère que nous verrons s'accentuer dans les familles suivantes (*P. tricarinatum* Lk., *P. cristatum* Lk. Parisien). Des transitions existent d'ailleurs entre toutes les sections, dont nous signalons seulement les principales.

Au point de vue de l'ornementation, il faut distinguer des formes pourvues de 1, 2 ou 3 rangées longitudinales de tubercules, plus ou moins aigus, plus ou moins serrés, égaux ou inégaux, et pouvant se réduire à des lignes de stries, et des formes à côtes ou plis transversaux. On observe d'ailleurs dans chaque espèce de grandes variations dans le développement de ces ornements, et pour quelques espèces, des intermédiaires ménagés se rencontrent entre les formes très éloignées (*P. tricarinatum*, *cristatum*, *lapidum*, etc.).

Les Potamides habitent les estuaires, les lagunes, les étangs salés. Ils se tiennent fréquemment hors de l'eau.

14e FAMILLE. — NÉRINÉIDÉS.

Les Nérinées (fig. 247) sont des Siphonostomes exclusivement limités à la période secondaire, et qui ont joué un grand rôle principalement dans le Jurassique supérieur. Ils sont très abondants dans les récifs coralliens où ils vivaient côte à côte avec les *Diceras* et les Rudistes. Leurs affinités les rapprochent manifestement des Cérithidés. La coquille, turbinée, présente un grand nombre de tours de spire et peut atteindre une grande longueur. Les tours de spire sont séparés par un sinus sutural profond. Canal droit, court, parfois réduit à une échancrure. En arrière est aussi un sinus qui détermine en s'oblitérant sur les tours de spire une bande étroite. La columelle, et parfois aussi le bord du lobe, présente des plis saillants dont le nombre et la disposition caractérisent les nombreux sous-genres du genre *Nerinea* Defr. (fig. 247).

15e FAMILLE. — STRUTHIOLARIIDÉS.

Les *Struthiolaridés* font une transition fort nette entre le groupe qui précède et celui, non moins étendu, des Strombidés. Coquille ovale, à spire allongée, labre épaissi, lèvre interne différenciée en un cal épais. Le canal est court et tronqué. On voit s'indiquer ainsi des caractères qui vont s'exagérer dans les groupes suivants. Cependant les *Struthiolaridés* semblent n'apparaître

qu'après les Chénopidés, dans le Tertiaire, mais comme on ne les a guère trouvés jusqu'ici que dans la Nouvelle-Zélande et la Californie, il est possible que nos connaissances sur cette famille soient fort incomplètes.

16e FAMILLE. — CHÉNOPIDÉS.

La coquille des *Chénopidés* montre toutes les transitions entre des formes simples voisines de celles des Cérithes et des types à labre très compliqué. On peut comparer *Aporrhais* (da Costa)

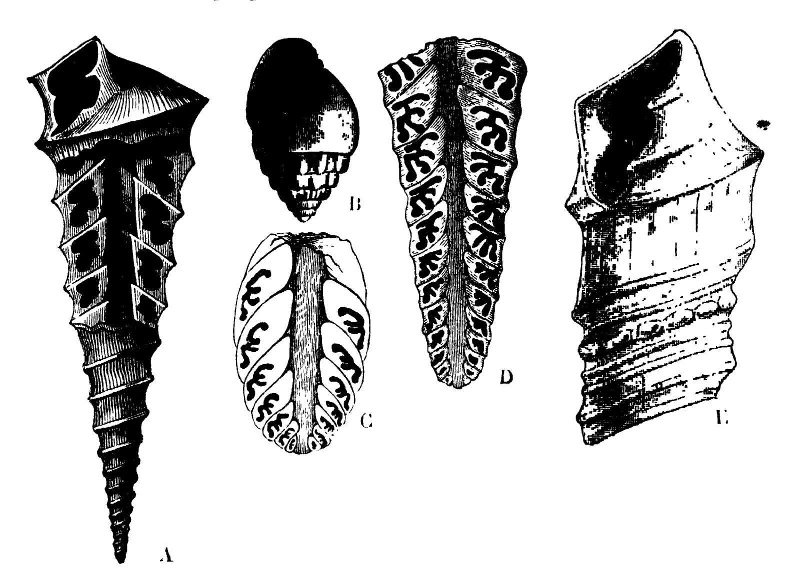


Fig. 247. — Nérinéidés. — A. *Nerinea dilatata* d'Orb. Rauracien, Oyonnax. — B, C, *Itieria Austriaca* Zitt. Tithonique, Stramberg. — D, *Ptygmatis pseudobruntrutana* Gem. id. — E. *Nerinea elegantula* d'Orb. Bathonien. (A, E, d'Orbigny ; B, C, D, Zittel.)

Dillwyn (fig. 248, D) aux Cérithes à labre élargi de la section du *P. tricarinatum*. Mais ici la lèvre interne devient beaucoup plus calleuse, le labre est très épais, étalé, et prolongé latéralement par des expansions creusées chacune d'un canal auquel correspond une côte sur la face externe. Le canal est court. Le cal se développe en arrière de manière à déborder sur plusieurs des tours de spire, et cette expansion postérieure se creuse d'un canal.

Une certaine confusion règne encore au sujet des dénominations attribuées aux divisions génériques ou sous-génériques : celles-ci sont fondées sur la forme du labre qui est très variable

et le développement des canaux. C'est dans le sous-genre *Chenopus* Phill. (Piette sens. str.) que le canal postérieur est le plus court et le labre le moins étendu. Ces formes sont jurassiques (*Ch. coralliensis* Buv. Rauracien). Dans *Aporrhais* Dillw., le canal postérieur va presque jusqu'à l'extrémité de la coquille (*A. pespelecani* Lk. Pliocène et actuel). Ces formes apparaissent dans le Crétacé supérieur. Les *Dimorphosoma* Gardn. (*D. calcarata*, Sow. Crétacé) ont un labre prolongé en une aile simple, falciforme, recourbée à angle droit, tandis que dans *Malaptera* Piette (*M. marginata* d'Orb.), le processus atteint son dernier degré : le labre décrit parfois une circonférence complète et se développe autour de la coquille qu'il déborde de toutes parts, de fortes côtes rayonnent sur ce labre. A ce groupe appartiennent un grand nombre des anciens *Pterocera* jurassiques et crétacés (Piette) (fig. 248, B).

Le genre *Alaria* Morr. et Lyc. qu'on oppose au grand genre *Aporrhais* comprend les formes dépourvues de canal postérieur. Le péristome s'épaissit beaucoup moins du côté columellaire et le siphon peut prendre un bien plus grand développement. Le labre se prolonge en une aile simple chez les *Anchura* Conr. (*A. carinata* Mant. Gault) du Crétacé; il se divise en deux expansions longues, étroites et lisses chez *Dicroloma* Gabb. (*D. bicarinata* Münst. Tithonique), et chez *Alaria* Gabb. (sens. str.) porte des côtes saillantes et se raccorde à un long siphon (*A. armata* Morr. et Lyc. Bathonien).

17e FAMILLE. — STROMBIDÉS.

Les *Strombidés* se relient très étroitement aux Chénopidés. Les caractères différentiels sont surtout anatomiques : ils sont tirés du pied, qui chez les Strombidés est long, étroit et disposé pour le saut, de l'opercule qui est recourbé et dentelé, des tentacules qui portent les yeux au sommet.

Le labre varie beaucoup et se développe lentement avec l'âge dans chacune des espèces. L'ouverture se prolonge toujours en arrière par un canal bien indiqué.

Strombus L. (fig. 248, A) se distingue par la forme allongée, quadrangulaire, de la bouche, qui présente constamment, outre le canal antérieur et le canal postérieur, une échancrure située près du canal antérieur; celui-ci est court et tronqué. Le labre s'étale et s'épaissit beaucoup du côté externe. Les Strombes apparaissent dans le Crétacé supérieur et sont abondants surtout à l'époque actuelle (*S. ornatus* Desh. Parisien).

Pterocera Lk. (fig. 248, G) comprend des formes difficiles à

séparer des Chénopidés. Le siphon est très long, et le labre très étalé se prolonge par de longs processus canaliculés. *P.* (*Har-*

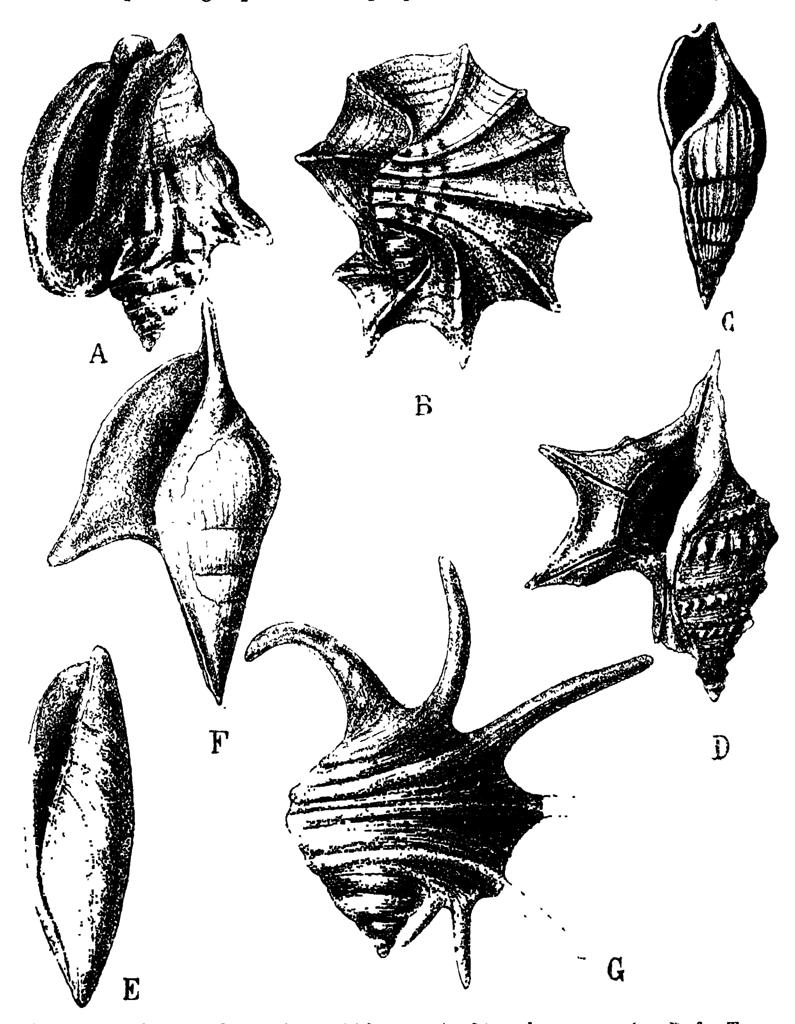


Fig. 248. — Chénopidés et Strombides. — A, *Strombus coronatus* Defr. Tortonien (HOERNES). — B, *Malaptera Ponti* Br. Kimmeridgien (PIETTE). — C, *Rostellaria* (*Rimella*) *fissurella* Lk. Lutétien. — D, *Aporrhais pespelecani* Phil. Pliocène. — E, *Terebellum convolutum* Lk. Lutétien. — F, *Rostellaria columbaria* Lk. Lutétien. — G, *Pterocera Oceani* Br. Kimmeridgien (ZITTEL). (C, D, E, F, d'après nature.)

pagodes) *Oceani* Br. Kimmeridgien. *P.* (*Harpagodes*) *pelagi* d'Orbigny, Néocomien.

Parallèlement à cette série à labre épaissi et étalé s'en déve-

loppe une autre où le labre reste au contraire bien plus étroit et où le siphon reste court.

L'animal des *Terebellum* Lk. (fig. 248, E) se rapproche beaucoup de celui des Strombes. La coquille au contraire est bien différente : elle est étroite, presque cylindrique, enroulée de telle sorte que les premiers tours soient à peines visible ; elle est très peu renflée et l'ouverture est étroite, tronquée et allongée. Le bord columellaire est peu épaissi, et le bord externe est tranchant et non étalé (Tertiaire, Actuel).

Rostellaria Lk. (fig. 248, F) a une expansion subtriangulaire, peu épaissie, et la bouche se prolonge en arrière par une gouttière longue et étroite (Tertiaire). *R. columbaria* Lk. Lutétien. *Hippochrenes* Montf. Labre lisse étalé en demi-cercle, s'insérant sur toute la longueur de la coquille. *H. macroptera* Lk. Lutétien. *Rimella* Ag. est une section créée pour les formes telles que *R. fissurella* Lk. (fig. 248, C) où le labre n'est presque pas étendu ; il est réduit au bord épaissi du siphon et du canal postérieur. Ce dernier est soudé à la coquille qu'il suit jusqu'à la pointe.

18e FAMILLE. — TURRITELLIDÉS.

Nous devons maintenant revenir en arrière et étudier une série distincte de celle qui a commencé aux Pseudomélaniidés. Dans les familles qui suivent, l'ouverture est entière, ne s'échancre jamais en avant ni en arrière, le labre n'est pas épaissi, et il n'a pas d'expansions latérales.

L'animal de *Turritella* est presque semblable à celui de certains Cérithidés zygoneures, et l'on peut considérer cette série comme constituée par des formes qui seraient restées holostomes tandis que la différenciation des organes internes se faisait tout à fait comme chez les Cérithidés (Bouvier). La coquille des *Turritellidés* en général est très allongée, multispirée, ornée toujours de côtes et de sillons spiraux. Le péristome est continu, dépourvu de cal et de siphon ; il est seulement un peu anguleux à sa partie antérieure et peut montrer une dépression (fig. 249). *T.* (*Mesalia*) *sulcifera* Desh. Parisien. *T.* (*Turritella*) *imbricataria* Lk. Parisien.

Chez *Protoma* Baird (*Proto* auct.) l'ouverture a une échancrure latérale qui se prolonge sous forme de sillon sur les divers tours de spire (*P. cathedralis* Br. Helvétien).

Les Turritelles semblent apparaître dans le Trias, mais il n'est pas certain que ces formes anciennes soient distinctes des *Pseudomélaniidés* avec lesquelles les Turritelles paraissent avoir des affinités réelles.

19e FAMILLE. — VERMETIDÉS.

Les Vermets sont les Gastéropodes qui présentent au plus haut degré la faculté du déroulement. L'animal dans le jeune âge est enroulé d'une manière plus ou moins serrée, et les tours de spire peuvent même être parfois contigus (fig. 249, B). Bientôt la coquille se déroule et s'étend en formant des sinuosités plus ou moins irrégulières, ou une ligne droite. La coquille a donc la

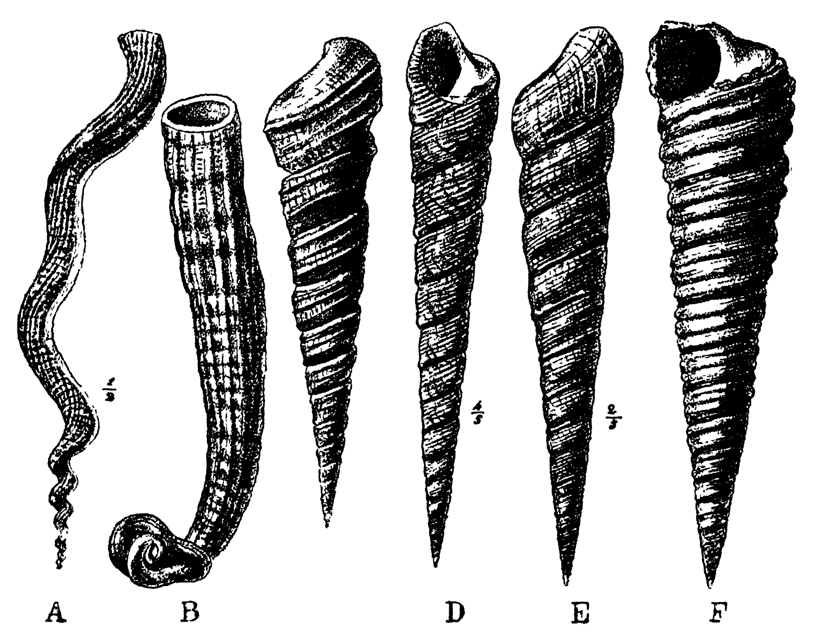


Fig. 249. — Vermetidés et Turritellidés. — A, *Siliquaria Striata* Defr. Lutétien. — B *Vermetus* (*Serpulorbis*) *porrectus* Desh. Sables de Beauchamp. — C. *Turritella imbricataria* Lk. Lutétien. — D. *T. hybrida* Lk. Suessonien. — E. *T. terebellata* Lk. Lutétien. — F. *T. vermicularis*, Brocc. Astien.

forme d'un tube très allongé, qu'il est souvent difficile, à l'état fossile, de distinguer du tube de Serpules. On fait cette distinction en étudiant la structure du test, ou en recherchant près du sommet de la coquille, des cloisons concaves de position irrégulière qui se rencontrent chez un assez grand nombre de Gastéropodes. Il y a d'ailleurs souvent un opercule corné, qui peut manquer. Les Vermets vivent fixés, et forment souvent des colonies assez serrées.

L'animal des Vermets est moins différencié que celui des Turritelles. Si donc on fait abstraction de l'enroulement, on placera

les Vermets entre les formes inférieures des Rostrifères et la série des formes élevées à système nerveux dialyneure.

Le genre *Vermetus* Adanson semble apparaître dans le Trias; il devient commun à partir du Crétacé.

Le genre *Siliquaria* Brug. (fig.249, A) est remarquable par une longue fissure linéaire qui se prolonge jusqu'à l'extrémité de la coquille par une suite de trous et enfin par un sillon. Les tours de spire sont très lâches et éloignés les uns des autres (Crétacé-Actuel).

20e FAMILLE. — XÉNOPHORIDÉS.

Les *Xénophoridés* sont ballottés entre les Trochidés auxquels ils ressemblent par la coquille, les Strombidés, les Littorinidés, et les Calyptræidés avec lesquels ils présentent des analogies anatomiques variées. Bouvier, qui en a fait l'étude anatomique, insiste sur leur affinité singulière avec les Calyptrées et les Strombes.

La coquille, largement conique, à base concave, à bouche tronquée, ressemble à celle de certains Trochus, mais elle n'est jamais nacrée. L'opercule corné, a un nucléus latéral. Beaucoup de Xénophores fossiles et vivants ont la propriété d'agglutiner à la surface de leur coquille des fragments de coquilles ou de sable, qui déterminent dans le test de nombreuses dépressions. A cause de cette particularité on place dans les *Xenophora* une forme dévonienne (*X. Bouchardi* Desh.) qui est largement ombiliquée et pourrait bien trouver sa place près des *Euomphalus* ou des *Solarium*. Les *Xenophora* F. v. W. authentiques apparaissent dans le Crétacé supérieur.

Les *Onustus* Humphrey et Gray renferment les formes non agglutinantes, à ombilic large et profond, dont les bords de la base se prolongent en épines, qui donnent à la coquille une grande ressemblance avec les *Astralium* et les *Calcar* où l'on plaçait autrefois les formes dont il s'agit.

O. antiquus Meek, Dévonien. *O. lamellosus* d'Orb. Bajocien.

B. — Semi-Proboscidifères.

Mufle invaginable depuis son extrémité et formant une trompe encore peu développée. Siphon nul ou peu indiqué. Organe olfactif bipectiné. Système nerveux dialyneure ou deux fois zygoneure.

Nous conservons provisoirement cette section établie par Bouvier, quoiqu'elle nous semble un peu hétérogène. On y dis-

tingue nettement deux séries : la première se rattache étroitement au point de vue anatomique et paléontologique aux Capulidés ; elle comprend les Natices et les Lamellaires et conduit probablement par les Janthines aux Hétéropodes. La seconde, celle des Cyprées, se laisse pour le moment difficilement rattacher à tout autre groupe.

Les formes anciennes de Naticidés et de Lamellaires se laissent très difficilement distinguer des Diotocardes et de certains types des *Platyceras* fortement enroulés ; aussi les formes les plus anciennes attribuées à *Natica* sont reportees par Koken à *Platyceras*. De même, divers auteurs (Stoliczka, Waagen) rapportent aux Vélutines le genre paléozoïque *Platystoma* que Koken place aussi dans les *Platyceras*.

Il est à remarquer d'ailleurs que c'est précisément à ce groupe des Capulidés que Bouvier a été amené à relier la série des Semi-Proboscidifères. D'autre part j'ai observé moi-même que l'appareil circulatoire reproduirait de près des dispositions caractéristiques des Diotocardes. Les Naticidés nous apparaissent donc comme un type encore archaïque, qui dérive probablement en ligne très directe des Diotocardes à une seule branchie.

1re FAMILLE. — NATICIDÉS.

Coquille globuleuse, holostome, à ouverture discontinue en arrière. Columelle épaissie ou calleuse. Le pied peut se rabattre autour de la coquille et la protéger ou même la recouvrir.

La nature de l'opercule permet, lorsqu'il est conservé, de déterminer assez sûrement les Naticidés. Il est semi-ovalaire, paucispiré, à nucléus excentrique.

Natica (Adanson) Lk. (fig. 250, B), qui apparaît dès le Trias, comprend des formes parfois très différentes, mais qui sont reliées par tant d'intermédiaires que les définitions des sous-genres n'ont presque aucune valeur. On y fait entrer les formes globuleuses, hémisphériques, à ombilic bien développé, mais parfois comblé par une production calleuse. L'opercule est semi-elliptique et paucispiré. *N. epiglottina* Lk. Lutétien.

On peut distinguer des *Natica* les *Ampullina* Lk. à ombilic entouré d'un disque, à péristome projeté (fig. 250, A). *A. sigaretina* Lk. Lutétien.

Les *Amauropsis* Mörch sont des formes allongées, à bouche ovale, difficiles à distinguer des *Macrocheilus* à l'origine, mais passant peu à peu à des Natices plus globuleuses dans le Jurassique et le Crétacé.

Vanikoro Q. et G. (*Narica*, Récluz) (Jurassique et Crétacé) est moins globuleux, ombiliqué. Il y a des ornements spiraux ou quadrillés. Opercule corné (fig. 250, C).

Dans *Sigaretus* Lk. la coquille s'aplatit beaucoup et le dernier tour s'évase. Il y a quelque ressemblance avec certains *Stomatia*,

mais l'on ne peut voir là une forme de transition, l'animal est absolument différent et se rapproche au contraire de celui des Natices. Pas d'opercule (fig. 250, E).

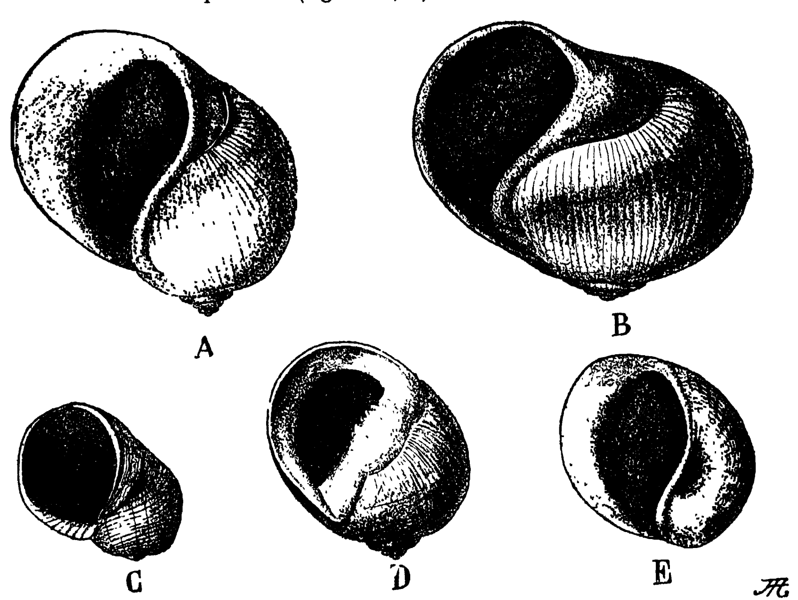


Fig. 250. — Naticidés. — A, *Ampullina sigaretina* Desh. Parisien. — B, *Natica cæpacea* Lk. Lutétien. — C, *Vanikoro* (*Narica*) *ventricosa*, Tithonique, Stramberg. — D, *Deshayesia parisiensis* Raulin, Tongrien. — E, *Sigaretus clathratus* Recl. Parisien. (A, B, D, E, DESHAYES; C. ZITTEL.)

Deshayesia Raulin (Tertiaire et Actuel) est facile à distinguer par les dents très développées qui hérissent le col du bord ombilical et sa forme très globuleuse (fig. 250, D).

2e FAMILLE. — MARSENIADÉS.

La coquille reste recouverte par les expansions pédieuses; mais mieux protégée que chez les Natices, elle devient moins utile et subit une réduction. Elle s'amincit et cesse de contenir tout l'animal. L'opercule a disparu. L'anatomie montre de grandes analogies avec les Naticidés.

Chez *Marsenia* Leach (*Lamellaria* Montf.) la forme varie beaucoup avec l'âge. Au début, la coquille est enroulée, à spire très serrée, puis elle s'élargit et prend la forme de celle des Carinaires, enfin elle s'étale et rappelle celle des Sigarets.

Velutina Flem. (Triasique (?), Crétacé (?) et Actuel) en diffère principalement par la minceur de la coquille. Le dernier tour s'élargit beaucoup.

3e FAMILLE. JANTHINIDÉS.

Le groupe des *Pténoglosses*, créé par Troschel pour des familles aberrantes alors mal étudiées et sans liaisons entre elles, doit être démembré, comme l'ont montré Fischer et Bouvier. Ce dernier est amené à considérer le genre *Janthina* L., dont la position a été fort discutée, comme une forme voisine des Naticidés et modifiée simplement par adaptation à la vie pélagique. La coquille diffère d'ailleurs fort peu de celle des Natices : elle est globuleuse, à tours arrondis, à bouche ovale. La branchie ressemble beaucoup à celle des Hétéropodes, et, à divers égards, on peut dire que ce groupe établit une transition entre ceux-ci et les Gastéropodes normaux (Pliocène, Actuel).

4e FAMILLE. — CYPRÆIDÉS.

L'organisation des Cyprées les rapproche des Lamellaires et des Vélutines (Bouvier). La coquille de l'adulte est très diffé-

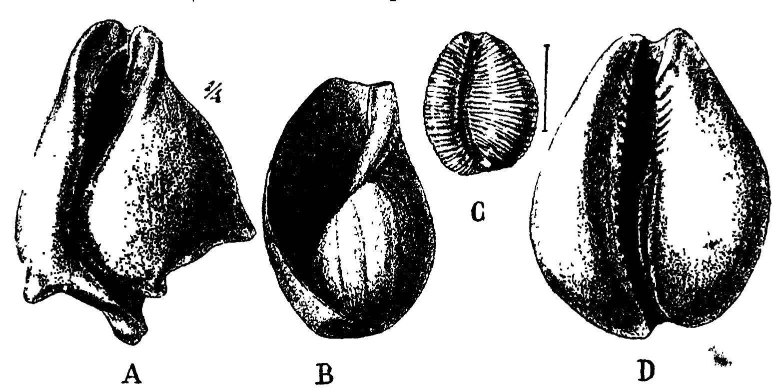


Fig 251. — Cypræidés. — A, *Ovula gisortiana* Val. Lutétien. — B, Jeune *Cypræa tigris* L. Actuel. — C, *Triva affinis* Duj. Langhien. — D, *Cypræa pyrum* Gm. Langhien. (B, C, d'après nature; A, Deshayes; D, Hoernes).

rente de celle des Prosobranches normaux ; mais jusqu'à un âge assez avancé, elle est conique, turriculée, à spire nette. Mais peu à peu ce dernier tour devient de plus enveloppant. Il finit par déborder sur les tours précédents; son bord externe se réfléchit en dedans et la bouche prend la forme d'une étroite fente longitudinale. De plus, le test primitif se recouvre à l'extérieur d'une épaisse couche d'émail qui présente, tout le long de la lèvre externe, une série de plis qui peuvent même se prolonger sur toute la longueur de la coquille.

Le genre *Cypræa* L., qui apparaît dans le Jurassique supé-

rieur de Sicile (*C. Tithonica*), contient les formes globuleuses (fig. 251, D). Les *Trivia* Gray sont de petites Cyprées ornées de côtes transversales (fig. 251, C).

Ovula Brug. ne diffère que par la forme plus allongée, acuminée aux deux bouts, et renflée au milieu (fig. 251, A) (Tertiaire, Actuel).

C. — Proboscidifères holostomes.

Trompe très longue, invaginable, coquille holostome. Système nerveux dialyneure. Radule à nombreuses dents latérales, ou nulles. Formes marines, carnivores ou parasites.

Les *Pténoglosses* (moins les Janthines) et les *Gymnoglosses* de Troschel doivent, comme l'a démontré Bouvier, être réunis en un même groupe, dont les affinités sont d'ailleurs multiples et difficiles à établir. Bouvier pense qu'il se rattache aux Cérithidés primitifs.

Suivant Koken, les Eulimidés et les Pyramidellidés seraient des descendants directs des *Loxonema* paléozoïques; les genres *Palæoniso*, *Eulima* et surtout le genre *Prostylifer* Kok. créé pour *Melania paludinaris* Munst de Saint-Cassian, seraient les termes de passage. Cette hypothèse, rapprochee de celle qui donne aussi les *Loxonema* comme ancêtres aux Cérithidés, confirmerait donc les résultats de l'Anatomie comparée.

Les *Scalaridés* auraient, pour le même auteur, une origine semblable et dériveraient des Loxonématidés par les genres paléozoïques *Holopella* M'Coy, *Callonema* Hall., *Isonema* M. et W.

Les *Solariidés* auraient une origine différente. Il est très difficile, nous l'avons vu, de séparer les Solariidés des *Euomphalidés*, et la plupart des auteurs confondent les deux familles (Stoliczka, Waagen, de Koninck, Zittel, Fischer, etc.). Mais l'analogie est grande surtout avec les formes les plus anciennes d'Euomphalidés, tandis que les formes primitives ont plus d'affinités avec les Pleurotomariidés tels que *Rhaphistoma*. Les deux opinions sont d'ailleurs loin d'être inconciliables.

Il semblerait donc que, dans son ensemble, le groupe aurait une origine très ancienne et formerait une ou deux séries, séparées de bonne heure de celle des Rostrifères.

1re FAMILLE. — SOLARIIDÉS.

Coquille trochoïde, pourvue d'un ombilic très profond; bouche quadrangulaire ; spire anguleuse.

Solarium Lk, date de l'Éocène (fig. 252, B).

Torinia Gray est remarquable par son opercule conique, élevé, formé de tours de spire nombreux. Dans l'Éocène, on trouve des opercules séparés de *Torinia*, dont la coquille correspondante n'est pas connue.

2e FAMILLE. — SCALARIIDÉS.

Coquille turriculée, à tours renflés. La spire présente souvent des côtes lamellaires longitudinales et transversales.

Scalaria Lk. Trias-Actuel (fig. 252, A).
Holopella (?) M'Coy. Silurien-Trias.

3ᵉ FAMILLE. — PYRAMIDELLIDÉS.

Formes dépourvues de radules (*Gymnoglosses*). Coquille turriculée, enroulée dans le jeune âge autour d'un axe différent de l'axe définitif (hétérostrophe). Opercule corné paucispiré, à nucléus excentrique.

Pyramidella Lk. Columelle plissée. Crétacé-Actuel (fig. 252, C).

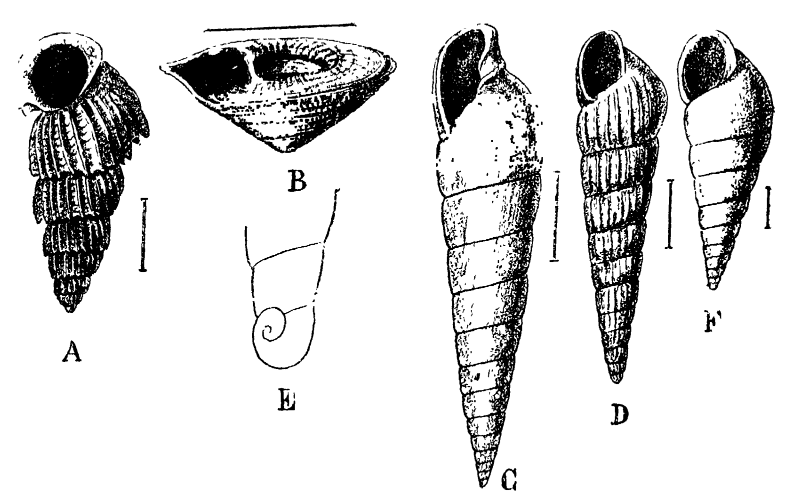


Fig. 252 — Proboscidifères Holostomes. — A, *Scalaria coronalis* Desh. Lutétien. — B, *Solarium canaliculatum* Lk. Langhien. — C, *Pyramidella eburnea* Desh. Lutétien. — D, *Turbonilla pulchra* Desh. Lutétien. — E. *Turbonilla rufa* Phil. Actuel. — F. *Eulima turgidula* Desh. Lutétien. (A, C, D, F, DESHAYES ; B, ad nat. ; E, LOVÉN.)

Odostomia Flem. Columelle munie d'une dent. Tertiaire-Actuel. *Turbonilla* Leach. Columelle non plissée. Tertiaire-Actuel (fig. 252, D, E).

4ᵉ FAMILLE. — EULIMIDÉS.

Coquille subulée, très lisse. Sommet régulièrement enroulé. Les Eulimidés sont souvent parasites des Échinodermes ; certaines espèces d'*Eulima* Risso vivent dans le tube digestif des Holothuries (Jurassique-Actuel) ; des *Stylifer* Brod se logent dans le tégument ou même les radioles (Actuel) (fig. 252, F) ; d'autres formes sont parasites externes et d'autres enfin libres comme *Niso* Risso (Jurassique-Actuel).

D. — Proboscidifères siphonostomes.

Trompe longue, rétractile à la base ; siphon palléal, coquille siphonostome. Système nerveux zygoneure. Organe olfactif bipectiné. Pénis. Rein divisé en deux lobes.

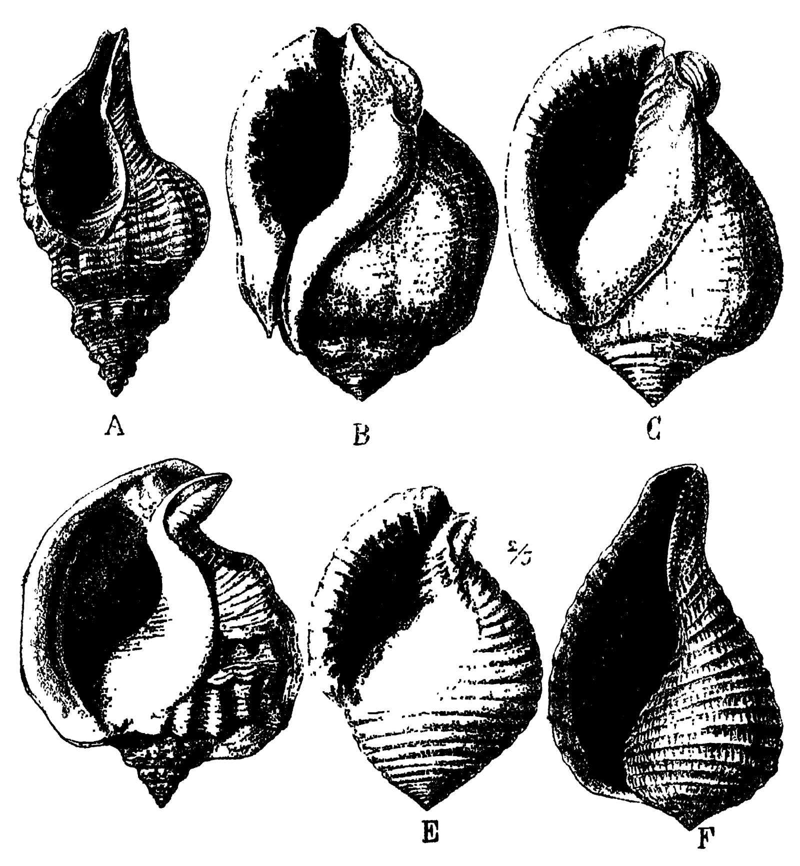


Fig. 253. — Prosboscidifères Siphonostomes. — A, *Triton corrugatum* Lk. Tortonien. — B, *Ranella marginata* Brongn. Tortonien-Astien. — C, *Cassis saburon* Lk. Miocène, Pliocène. — D, *Cassidaria carinata* Lk. Lutétien. — E, *Dolium denticulatum* Desh. Tortonien. — F, *Pyrula condita* Br. Langhien. (A, B, C, E, F, HOERNES ; D, DESHAYES.)

Les familles suivantes nous ramènent à la série normale des Ténioglosses, et font une suite naturelle à la série des Rostrifères. Elles ont d'ailleurs apparu bien après ceux-ci, dans le Crétacé.

1re FAMILLE. — CASSIDIDÉS.

Coquille globuleuse, ovoïde, à spire courte. Péristome réfléchi en bourrelet; bord columellaire plissé ou granuleux. Canal court, bien marqué, recourbé en arrière (ce caractère a déjà apparu chez divers Cérithidés). Opercule corné à nucléus marginal.

Chez *Cassis* (Kl.) Lk. le canal se recourbe brusquement; il est plus long et moins recourbé chez *Cassidaria* Lk. (*Morio* Montf.) Crétacé supérieur, Tertiaire, Actuel (fig. 253, C, D).

2e FAMILLE. — TRITONIDÉS.

Animal très voisin des précédents. Coquille à canal long et droit ou très peu courbé. Coquille conique, acuminée, ornée de forts bourrelets transversaux ou varices. Ces varices sont disposées irrégulièrement chez *Triton* Montf. (Crétacé, Tertiaire, Actuel) et au contraire par paires opposées dans chaque tour de spire chez *Ranella* Lk. (Éocène-Actuel) (fig. 253, A, B).

3e FAMILLE. — DOLIIDÉS.

Animal un peu différent des précédents. Coquille globuleuse, mince, treillissée, à bord tranchant. Pas d'opercule. Le canal est très court chez *Dolium.* Lk. reconnaissable à sa forme ventrue (Crétacé [1 espèce] (Tertiaire, Actuel) (fig. 253, E); il s'allonge graduellement chez les *Pyrula* Lk. (*Ficula* Swains, fig. 253, F). Ce genre a été souvent rapporté aux Rachiglosses; il présente en effet des analogies avec divers Fusidés et la distinction est difficile. Le système nerveux lui-même a de grandes analogies avec celui des Volutes et des Turbinelles, et il est vraisemblable que ce genre est tout au moins très rapproché des formes de passage. Il apparaît dans le Néocomien et atteint son maximum dans le Miocène.

2e *Groupe.* — *Sténoglosses.*

Radule réduite à trois dents au plus par rangée. Système nerveux très concentré; ganglions buccaux voisins des cérébroïdes. Glande impaire (glande à venin). Pénis, trompe; organe de Spengel bipectiné. Rein formé de deux lobes de structure différente. Animaux marins et carnassiers.

Une première série comprend les formes les plus rapprochées des Ténioglosses. Elle est remarquablement homogène au point de vue anatomique et conchyliologique. Elle forme le groupe des **Méronéphridiens** de R. Perrier.

1re FAMILLE. FUSIDÉS.

Coquille fusiforme, allongée, à long canal, labre simple. Opercule corné, ovale, à nucléus apical.

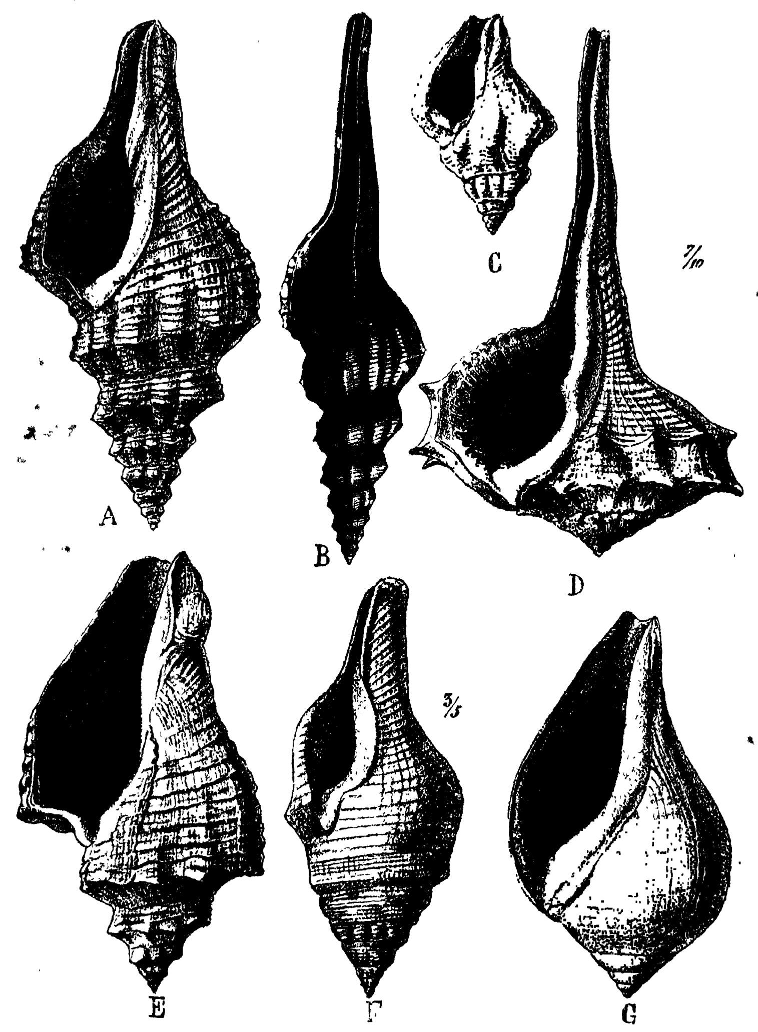


Fig. 254. — Fusidés — A, *Fasciolaria tarbelliana* Grat. Langhien. — B, *Fusus longirostris* Brocc. Tortonien. — C. *F.* (*Latirus*) *polygonus* Lk. Lutétien. — D, *Tudicla rusticula* Bast. Langhien. — E, *Hemifusus subcarinatus* Lk. Bartonien. — F, *Clavella Noæ* Lk. Lutétien. — G, *Liostoma bulbiforme* Lk. Lutétien. (A, B, D, Hœrnes; C, E, F, G, Deshayes.)

Les Sténoglosses les plus anciens sont les Fusidés; ils ont

apparu dans le Jurassique, et sont en progression constante depuis cette époque.

Chez les Fasciolariinés, la radule est *odontoglosse*, c'est-à-dire les dents latérales sont larges et découpées en nombreuses cuspides.

Le genre *Fusus* (Klein) Lk. (Jurassique-Actuel) comprend les formes acuminées, multispirées, à canal très long, à ouverture ovale, à columelle lisse. — *Fusus burdigalensis* Gr., *F. longirostris* Brocchi (Miocène) (fig. 254, B).

Clavella Swainson s'en distingue en ce que le dernier tour s'atténue brusquement en avant pour former le canal, le bord columellaire est plus arqué. Abondant dans l'Éocène (*Cl. longæva* Lk.). Chez *Cl. Noæ* Chemn. (fig. 254, F) la columelle présente à l'intérieur de la coquille des plis qui s'atténuent vers l'extérieur. Ce caractère conduit au genre *Fasciolaria*.

Fasciolaria Lk. se reconnaît à la présence de plusieurs plis très obliques à la columelle (*F. tarbelliana* Grateloup, Langhien) (fig. 254, A). Ces plis subsistent chez *Latirus* Montf. où le canal est raccourci et la columelle droite (*L. polygonus* L. Lutétien, Bartonien) (fig. 254, C).

Les Turbinellinés diffèrent des précédents par la forme des cuspides de la radula. *Turbinella* Lk. ressemble beaucoup à *Fusus*. L'ouverture est plus étroite et allongée; la spire, plus courte, se termine par un sommet papilleux (Éocène-Actuel).

L'ancien genre *Pyrula* Lk. a dû être démembré, car il comprenait des formes qui doivent être rapportées les unes aux Ténioglosses, les autres aux Sténoglosses. Le plus important des genres qui résultent de cette division est *Tudicla* Link. (*Fulgur* Montf., *Melongena* Schum.), reconnaissable à sa spire courte, surbaissée, surmontée d'un très long canal (*T. rusticula* Bast. Miocène) (fig. 254, D).

Liostoma Swainson. Coquille pyriforme, à spire très courte; dernier tour à section ovale, canal court (Éocène). — *L. bulbiforme* Lk. Lutétien, Bartonien (fig. 254, G).

Hemifusus Swainson. Spire ornée de fortes côtes anguleuses; ouverture anguleuse; canal court et large (Crétacé-Actuel). — *H. subcarinatus* Lk. Bartonien (fig. 254, E).

2e famille. — Buccinidés.

Coquille turbinée, différant de celle des Fusidés par la réduction du canal, qui se réduit presque à une large échancrure Columelle toujours lisse.

Le genre *Chrysodomus* Swainson établit la liaison entre les

deux familles : il comprend en effet des formes où la longueur du canal varie beaucoup. La coquille est épidermée. Ce genre (Crétacé?-Actuel) a joué un grand rôle aux époques pliocène et quaternaire. Il comprend des formes sénestres (*Neptunea contraria* Lk. Quaternaire) (fig. 255, C).

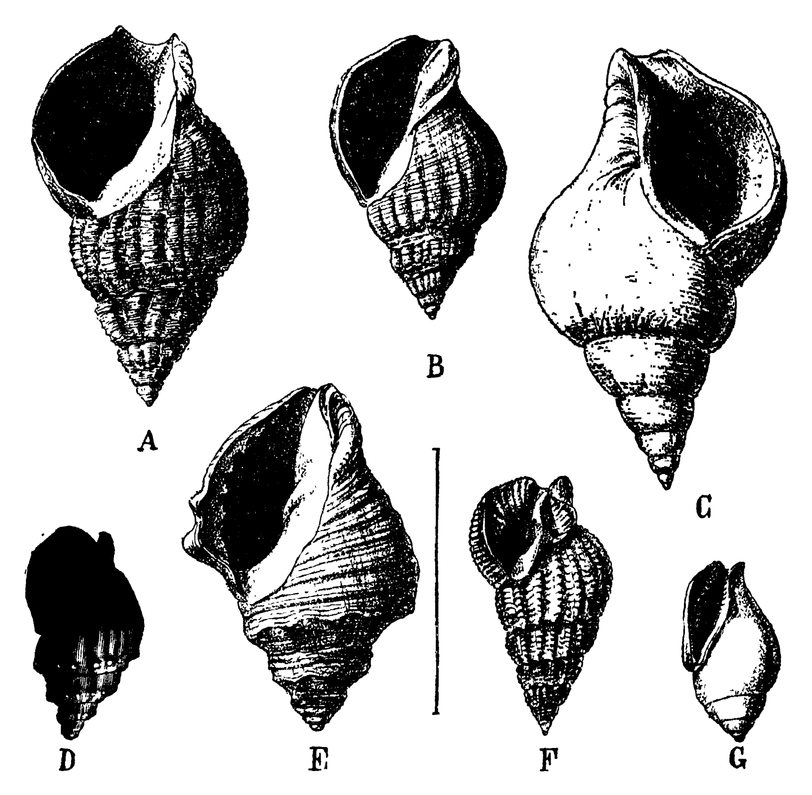


Fig. 255. — Buccinidés et Purpurides. — A, *Buccinum undatum* L. Quaternaire, Actuel. — B, *Buccinum Gossardi* Nyst. Tongrien. — C, *Neptunea contraria* Kien. Quaternaire. — D, *Buccinum baccatum* Bast. Langhien. — E, *Purpura monoplex* Desh. Tongrien. — F, *Nassa prismatica* Brocc. Astien. — G, *Columbella Mayeri* Hœrn. Tortonien. (A, C, d'après nature ; E, Deshayes ; B, D, F, G, Hoernes.)

Nassa Martini se distingue par la columelle calleuse, tronquée obliquement, formant un très court canal. Le bord columellaire est un peu anguleux (Tertiaire-Actuel) (fig. 255, F).

Chez *Buccinum* L. la columelle est plus courte, le canal plus large et le bord columellaire plus arrondi. Nombreux sous-genres et genres voisins (Tertiaire-Actuel) (fig. 255, A, B, D).

3e FAMILLE. — COLUMBELLIDÉS.

Les *Columbellidés*, formes tertiaires et actuelles de petite taille, diffèrent des Buccinidés principalement par l'ouverture plus étroite, le labre épaissi, et la forme de la radula (fig. 255, G).

4e FAMILLE. — PURPURIDÉS.

Les *Purpuridés* ont des rapports à la fois avec les Buccinidés et les Muricidés. Ils diffèrent des premiers par la largeur et l'aplatissement de la lèvre interne. La spire est en général plus courte. Le canal très court les sépare des Muricidés (fig. 255, E).

Auprès du genre principal *Purpura* Brug. (Tertiaire, *Actuel*), il faut placer des formes où l'échancrure siphonale est faiblement indiquée. Ce caractère s'exagère chez *Concholepas* (d'Arg.) Lk. où le dernier tour devient prépondérant ; la spire est à peine indiquée et l'ouverture devient excessivement large (Miocène, *Actuel*).

5e FAMILLE. — MURICIDÉS.

Dans cette famille importante la forme de la coquille est très variable ; elle rappelle celle des *Fusus*, des *Tudicla*, des *Purpura*. Elle est très épaisse, et porte des bourrelets transversaux et des stries longitudinales ; il s'y développe souvent des épines qui peuvent dans quelques espèces atteindre une très grande longueur. Opercule à nucléus apical. Les deux bords du canal se rapprochent et déterminent une fente étroite. Il est encore bien ouvert chez *Trophon* Montf. (Pliocène, Actuel) et se rétrécit davantage dans le grand genre *Murex* L. (fig. 256, A, C, D).

Ce genre, qui renferme plus de 900 espèces, est remarquable en outre par ses fortes varices disposées régulièrement. Il apparaît dans le Crétacé supérieur, et joue un grand rôle aux époques tertiaire et actuelle.

Enfin chez *Typhis* Montf. (fig. 256, B) les deux bords du canal arrivent à se rejoindre de manière à former un tube complet (Crétacé supérieur. Tertiaire, Actuel).

6e FAMILLE. — CANCELLARIIDÉS.

Le genre *Cancellaria* Lk. (fig. 256, E, F) est ordinairement rapporté aux Toxiglosses à cause des caractères de la radula. La coquille est turriculée et treillissée ; l'ouverture est faiblement canaliculée ou simplement échancrée. Columelle plissée, labre plissé aussi antérieurement. Pas d'opercule (Crétacé supérieur, *Tertiaire*, *Actuel*).

La deuxième série des Sténoglosses (**Pycnonéphridiens**) est beaucoup moins homogène que la première au point de vue de

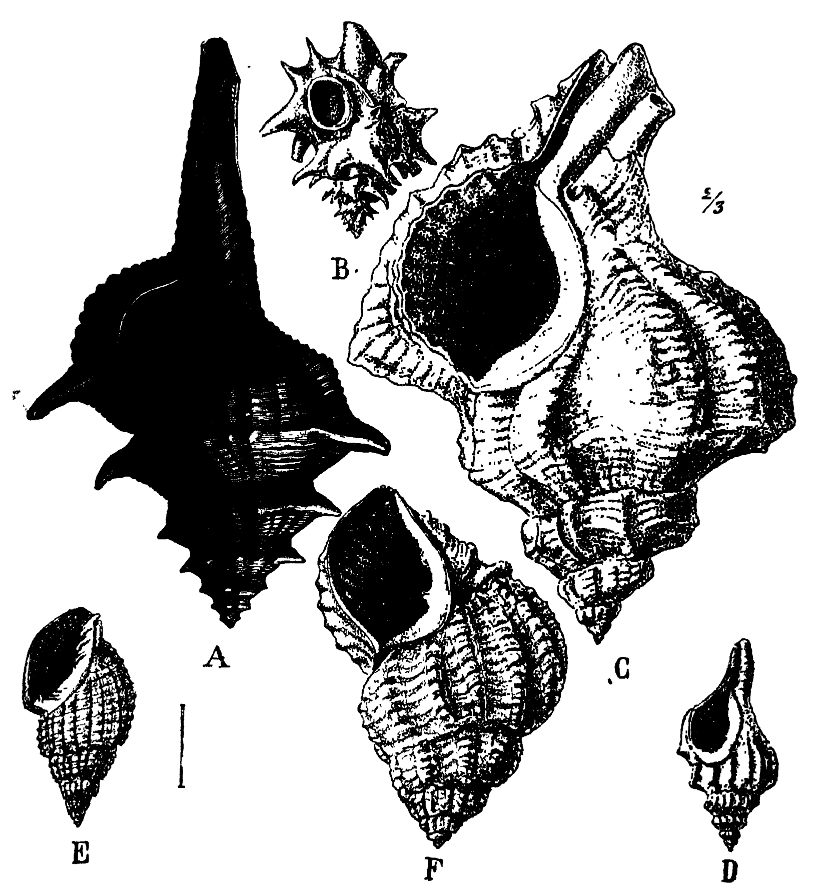


Fig. 256. — Muricidés. — A, *Murex Partschi* Hœrn. Langhien-Tortonien. — B, *Typhis horridus* Brocc. Langhien. — C, *Murex Aquitanicus* Grat. Langhien-Astien. — D, *Trophon varicosissimus* Bon. Tortonien. — E, *Cancellaria crenulata* Desh. Suessonien, Cuise. — F, *Cancellaria canaliculata* Hœrn. Langhien. (A, B, C, D, F, Hœrnes; E, Deshayes.)

la forme extérieure et de la coquille. Elle comprend les formes les plus élevées de tout l'ordre des Prosobranches.

7e famille. — VOLUTIDÉS.

Forme de la coquille très variable; dernier tour très développé. Ouverture étroite, simplement échancrée, ou légèrement canaliculée. Test épais, souvent émaillé. Le caractère essentiel est tiré

de la présence de plis columellaires obliques très marqués, qui se continuent sur toute la longueur de la columelle. En général, pas d'opercule.

Les trois grands genres de Volutidés que l'on considère parfois

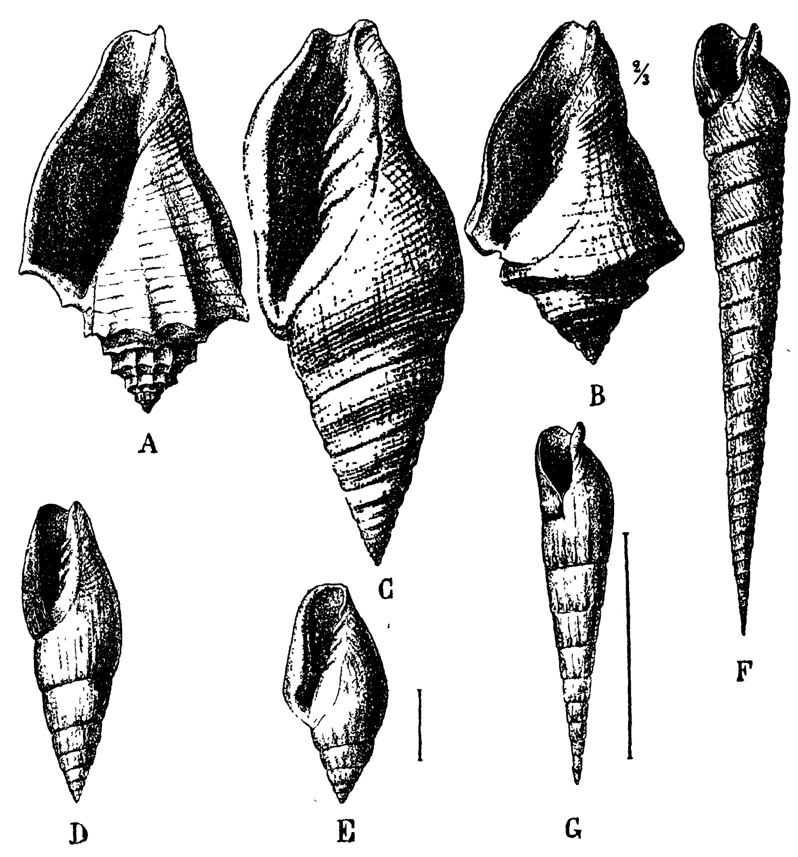


Fig. 257. — Volutidés et Térébridés. — A, *Voluta spinosa* Lk. Lutétien. — B, *Voluta labrella* Lk. Bartonien. — C, *Mitra parisiensis* Desh. Lutétien. — D, *Mitra fusiformis* Brocc. Miocène, Astien. — E, *Marginella dissimilis* Desh. Lutétien. — F, *Terebra acuminata* Bors. Helvétien. — G, *Terebra plicatula* Lk. Lutétien-Astien. (A, B, C, E, Deshayes; D, F, G, Hœrnes.)

comme constituant des familles distinctes, sont définis principalement par la disposition des plis.

Chez *Marginella* Lk. (fig. 257, E) les plis sont égaux ou subégaux. De plus le labre est épaissi et un peu réfléchi en dedans (Tertiaire, *Actuel*).

Chez *Voluta* L. (fig. 257, A, B) les plis d'une même série vont

en décroissant à partir de l'ouverture vers la pointe. De plus la coquille embryonnaire, globuleuse et lisse, est bien visible au sommet de la spire (Crétacé supérieur, *Tertiaire*, *Actuel*).

Chez *Mitra* Lk. (fig. 257, C, D) les plis vont en croissant à partir de l'ouverture (*Tertiaire*, *Actuel*).

La forme de l'ouverture et du canal, la forme plus ou moins acuminée ou globuleuse, la section des trous de spire, les côtes, les épines, etc., permettent de distinguer de très nombreux sous-genres ou genres annexes. Il est à remarquer que les Mitres et les Volutes constituent à cet égard deux séries nettement parallèles et se modifiant de la même façon. Les animaux sont d'ailleurs nettement distincts au point de vue anatomique.

8e FAMILLE. — HARPIDÉS.

Le genre *Harpa* (Rumph.) Lk. (fig. 258, A) se reconnaît à la forme globuleuse du dernier tour de spire, et à ses côtes trans-

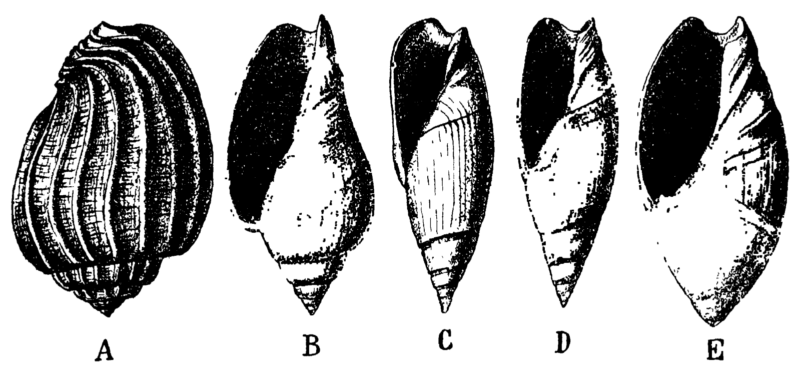


Fig. 258. — Harpidés et Olividés. — A, *Harpa elegans* Desh. Bartonien. — B, *Cryptochorda stromboides* Herman, Lutétien. — C, *Oliva nitidula* Desh. Lutétien. — D, *Ancillaria buccinoides* Lk. Lutétien. — E, *Ancillaria glandiformis* Lk. Tortonien. (A, B, C, D, Deshayes; E, Hoernes.)

verses, équidistantes et lamellaires. Pas d'opercule (Tertiaire et Actuel).

On place aussi dans cette famille le genre *Cryptochorda* Mörch, où la coquille est lisse, et qui contient une espèce très commune dans le Calcaire grossier parisien (fig. 258, B).

9e FAMILLE. — OLIVIDÉS.

Animal très voisin de celui des Harpes. Coquille très allongée, très lisse; dernier tour très embrassant, ouverture allongée, étroites; spire courte, columelle tordue ou plissée; canal réduit à une échancrure.

Oliva Brug. (fig. 258, C). Suture des tours de spire nettement indiquée; columelle. Pas d'opercule (Tertiaire, Actuel).

Ancilla Lk. (*Ancillaria* Lk.) (fig. 258, D, E). Suture comblée par un dépôt émaillé. Labre présentant un petit sillon transverse. Ouverture plus évasée. Opercule allongé (Crétacé supérieur, *Tertiaire*, *Actuel*).

Les Marginelles rattachent, au point de vue anatomique, les deux familles précédentes à celle des Volutidés.

Les trois familles suivantes constituent la portion essentielle de l'ancien groupe des Toxiglosses. Les Pleurotomes, d'après Bouvier, ne diffèrent des Volutes que par leur radula dépourvue de dents médianes, et par leur trompe peu développée.

10e FAMILLE. — PLEUROTOMIDÉS.

Le grand genre *Pleurotoma* Lk. est très étendu et très variable; la coquille a un long canal, une spire assez haute et une

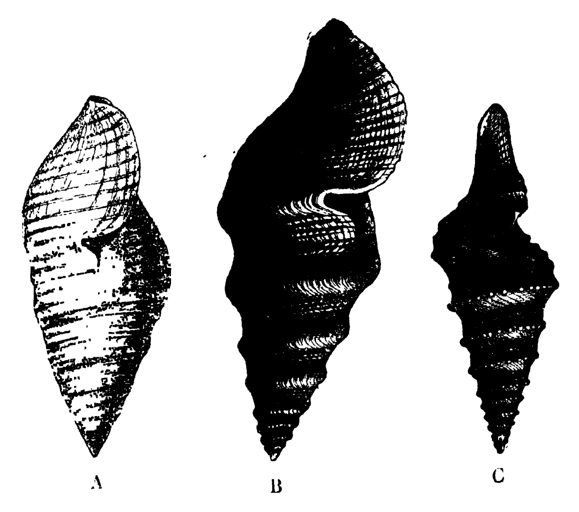


Fig. 259. — Pleurotomidés. — A, *Pleurotoma* (*Cryptocomus*) *filosa* Lk. Lutétien (Deshayes). — B, *P. monilis* Brocc. Tortonien. — C, *P.* (*Genotia*) *cataphracta* Brocc. Tortonien (Hoernes).

échancrure latérale au bord externe; cette échancrure peut correspondre à une côte continue. On connaît plus de 1,400 espèces de Pleurotomes, dont une vingtaine seulement dans le Crétacé. Sous-genres très nombreux, caractérisés par l'opercule, la forme de l'ouverture et la longueur du canal. Comme formes extrêmes signalons seulement :

Pleurotoma (sens. str.) (fig. 259), long siphon droit, carène

saillante prolongeant l'entaille (*Pl. turricula*, Brocc. Miocène).

Mangilia Risso n'a pas d'opercule et relie les Pleurotomes aux *Terebra* d'après la forme de sa trompe (*M. clathrata* Serres, Pliocène).

Provocator Watson, dont la columelle a des plis obliques, relie les Pleurotomes aux Volutes (Actuel).

Chez *Pseudotoma* Bellardi, l'entaille latérale s'atténue beaucoup. Ce genre a des analogies avec les Conidés (*P. lœvis*, Bell. Miocène).

11e FAMILLE. — TÉRÉBRIDÉS.

Terebra Adanson. Coquille très longue, subulée, à nombreux tours de spire peu saillants ; canal court, mais très net; oper-

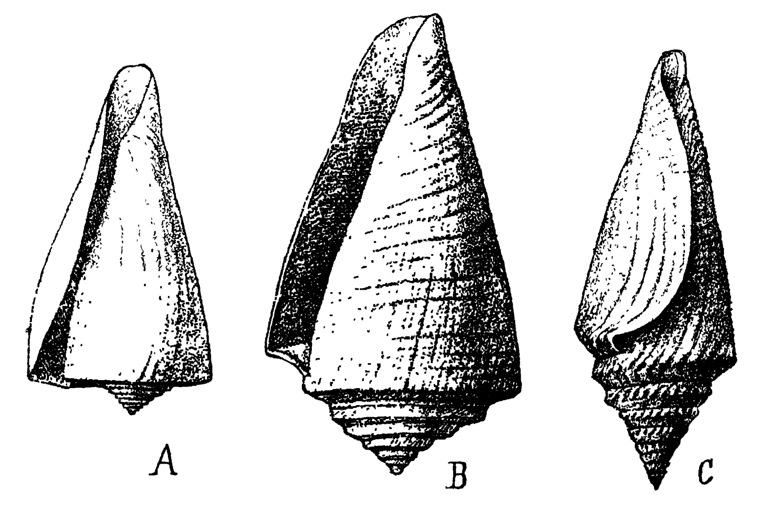


Fig. 260. — Conidés. — A, *Conus diversiformis* Desh (var.) Lutétien. — B, *C. derelictus* Desh. Lutétien. — C, *C. antediluvianus* Brug. Langhien.

cule corné. Ce genre, très abondant actuellement, apparaît dans l'Éocène (fig. 257, F, G).

L'animal est remarquable par la disposition exceptionnelle sa trompe.

12e FAMILLE. — CONIDÉS.

A l'état adulte, le genre *Conus* L. est remarquable par la réduction de la spire, en partie cachée par de dernier tour. Celui-ci a une section nettement conique; l'ouverture est étroite, à bords parallèles. Le péristome n'a ni plis ni dents, et le canal antérieur est à peine indiqué. L'enveloppement des premiers tours a pour conséquence leur résorption partielle.

A l'état jeune, les Cônes ont une spire bien développée, et la forme générale est biconique; plus tard l'enveloppement peut être poussé parfois au point que la coquille ait une base plane (fig. 260, A).

Quelques formes (*Conorbis* Sv.) conservent la disposition embryonnaire et présentent même une légère entaille : ils font manifestement la transition aux Pleurotomes (Fischer).

Les Cônes apparaissent dans le Crétacé moyen; ils sont en pleine croissance.

Les formes que nous venons de décrire en dernier lieu sont les plus récentes, et en même temps les plus élevées en organisation, du groupe des Prosobranches. A partir du Tertiaire, l'évolution du type paraît achevée, et les formes plus nouvelles ne montrent plus que des modifications de détail.

4e SOUS-ORDRE. — HÉTÉROPODES (*NUCLÉOBRANCHES*).

Gastéropodes dioïques, marins, nageurs, dont le pied forme une nageoire verticale, comprimée.

Les Hétéropodes ne sont autre chose que des Ténioglosses adaptés à la vie pélagique. Leur cœur est prosobranche. La branchie, formée de nombreuses lamelles plissées, trouve son analogue dans celle de la Janthine. Le système nerveux chiastoneure la radula ténioglosse, le bulbe rostrifère, les sexes séparés, sont des caractères qui justifient la réunion que nous admettons ici. On retrouve dans ce groupe les phénomènes de réduction de la masse viscérale et par suite de la coquille, que nous avons déjà constatés et que nous retrouverons chez les Opisthobranches. Les Atlantes peuvent rentrer complètement dans leur coquille, qui est spiralée et operculée. Les Carinaires ont une coquille beaucoup plus réduite qui n'abrite qu'une faible partie du corps. Cet organe devient rudimentaire (2 mm.) chez *Cardiapoda* et manque complètement chez *Pterotrachæa*. En même temps qu'elle est frappée de réduction, la coquille tend à se dérouler, suivant la loi générale énoncée plus haut. La coquille est multispirée, enroulée dans un même plan chez *Atlanta*. Elle est évasée en forme de bonnet, mais on voit souvent à son sommet une très petite spire, dextre, rejetée de côté. La coquille embryonnaire d'*Oxygyrus* est spiralée.

Toutes ces coquilles d'Hetéropodes sont symétriques à l'état adulte, sauf les premiers tours qui sont asymétriques chez *Carinaria;* celle d'*Atlanta* porte une carène médiane, échancrée à l'ouverture par une fente profonde. Celle d'*Oxygyrus* n'a pas de fente, mais les stries d'accroissement s'infléchissent sur la ligne médiane. Ces caractères ont amené beaucoup de Paléontologistes à rapprocher des Hétéropodes la famille éteinte des *Bellérophontidés*, remarquable aussi par sa symétrie et la présence fréquente d'une fente médiane. Nous avons vu que cette opinion n'est plus guère admise; cependant peut-être faut-il faire encore exception pour le genre *Porcellia* Léveillé (sens str.) (Bohémien-Trias) qui est aussi dissymétrique dans le jeune âge, et dont l'analogie profonde avec *Atlanta* a été récemment encore mise en lumière par Koken.

A cause de la fragilité de leur test les Hétéropodes sont très rares à l'état

fossile. *Carinaria* Lk. est dans le Tortonien, *Atlanta* Less. dans le Tertiaire de Saint-Domingue.

2e Ordre. — PULMONÉS.

Gastéropodes dépourvus de branchie et pourvus d'un poumon, situé en avant du cœur. Système nerveux orthoneure. Sexes réunis. Coquille holostome dépourvue d'opercule (sauf chez le genre Amphibola), *ou absente à l'état adulte.*

Les formes normales de ce groupe sont adaptées à la vie terrestre, et l'appareil respiratoire est conformé pour la respiration aérienne. Mais de nombreuses formes, tout en conservant la respiration aérienne, peuvent vivre dans les eaux douces sans avoir subi de modification organique profonde.

Les Pulmonés ont une assez grande importance en Stratigraphie, par suite de leur abondance dans les dépôts d'eau douce : les formes notoirement terrestres, entraînées par les eaux courantes, se rencontrent dans ces sédiments côte à côte avec les formes lacustres et fluviatiles, et on les trouve aussi dans les dépôts d'estuaire avec des formes marines et saumâtres. Mais si celles-ci font défaut, on sait bien si l'on a affaire à des formations continentales. Les formes spécifiques sont très nombreuses, car les variations et les mutations sont très rapides et assez étendues : par suite ces fossiles acquièrent une grande importance comme fossiles caractéristiques dans les terrains tertiaires où les dépôts d'eau douce sont nombreux.

La coquille présente des variations de forme parallèles à celles des Prosobranches et réglées par les mêmes lois : il est impossible de donner *a priori* un caractère permettant de définir une coquille de Pulmoné : il faut se rapporter aux caractères de détail de chaque genre. Toutefois on ne trouvera jamais de tendance à la constitution d'un canal : la coquille est toujours nettement holostome. Il n'y a jamais de nacre.

Classification. — Le groupe des Pulmonés subsiste tel qu'il a été délimité par Cuvier.

Les dénominations des grandes divisions, très naturelles, sont fondées sur la place des yeux à l'extrémité de tentacules (*Stylommatophores*) ou à leur base (*Basommatophores*) (Schmidt, 1855), et aussi sur le mode d'existence (Férussac, 1812, Gray, 1850).

L'ensemble des caractères anatomiques conduit à réunir en un sous-ordre spécial presque tous les Pulmonés terrestres (*Stylommatophores*).

1er SOUS-ORDRE. — STYLOMMATOPHORES (*GÉOPHILES*).

Pulmonés terrestres, dont les yeux sont portés au sommet de deux tentacules rétractiles, situés en arrière des deux tentacules tactiles. Coquille tantôt bien développée, tantôt rudimentaire.

Les nombreuses familles de Pulmonés terrestres sont définies par Fischer d'après les caractères de la radula et des mâchoires; elles sont réparties en deux groupes caractérisés par la disposition des ouvertures génitales (réunis ou séparés). Nous renvoyons à cet auteur pour la description des radula des familles suivantes.

1re Section. — Monotrèmes.

Pulmonés terrestres, à ouvertures génitales mâle et femelle réunies.

1re FAMILLE. — HÉLICIDÉS.

Coquille très variable, spiralée et externe, ou réduite à une mince lamelle interne (*limacelle*), ou même absente. Transitions nombreuses entre les formes éloignées. Mâchoire très variable. Dent centrale de la radula semblable aux autres.

Helix L. Ce genre est l'un des plus étendus de la Zoologie; il comprenait en 1877 plus de 3,400 espèces (Pfeiffer) que l'on a réparties dans un nombre très grand de sous-genres Il est impossible de donner un caractère précis fondé sur un organe quelconque, chacun d'eux présentant des variations étendues et tout à fait graduelles. Divers organes, tels que la radula, la mâchoire, les organes génitaux, pourraient servir à l'établissement de la classification naturelle de ce groupe immense; mais ce travail anatomique considérable est à peine ébauché.

Coquille toujours enroulée et peu élevée, conique ou subsphérique. L'animal peut y rentrer tout entier.

Fischer admet seize groupes principaux ou sous-genres, et il en a été proposé un bien plus grand nombre. Nous en indiquerons seulement quelques-unes parmi les plus importantes :

1° Formes déprimées, carenées, ombiliquées, à péristome aigu.

H. (*Dimorphoptychia*) *Arnouldi* Michaud. Suessonien, Rilly (fig. 261, D).

2° Formes ombiliquées, ouverture arrondie, péristome non réfléchi.

H. (*Helicella*) *ericetorum* Mull. Actuel.

H. (*Fruticicola*) *hispida* L. Quaternaire, Actuel (fig. 261, C).

3° Formes non ombiliquées, globuleuses, à péristome réfléchi, ou épaissi.

H. (*Cohlea*) *aspersa* L., Actuel.

H. (*Plebecula*) *Ramondi*. Brongn. Aquitanien (fig. 261, A).

Le genre *Helix* débute dans l'Eocène inférieur (Calcaire de Rilly), ou le Crétacé supérieur (?). A partir de cette époque les Helix abondent dans tous les pays et sont généralement associés par nombreuses espèces.

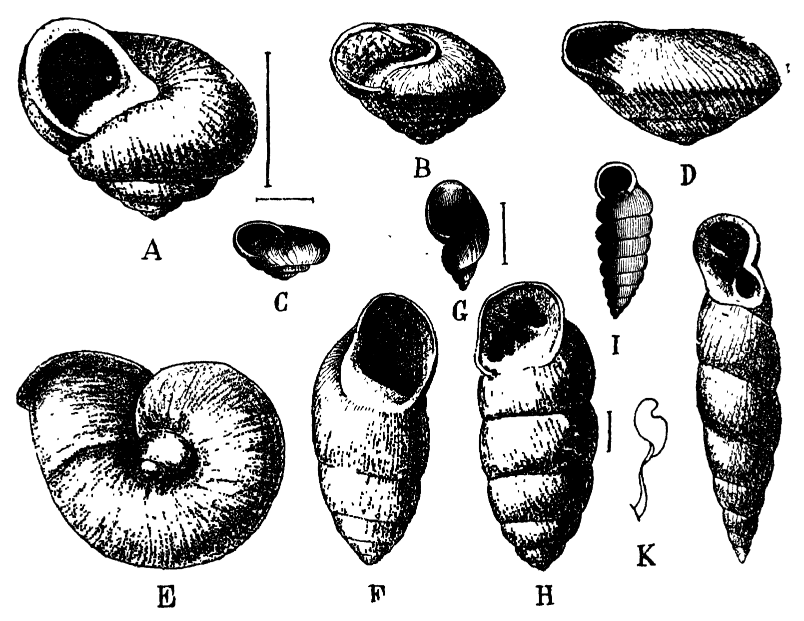


Fig. 261. — Pulmonés, Géophiles. — A, *Helix Ramondi* Brongn. Aquitanien. — B, *Helix Moroguesi* Brongn. Aquitanien. — C, *Helix hispida* L. Quaternaire (SANDBERGER). — D, *Helix Arnouldi* Mich. Suessonien (RILLY). — E, *Lychnus Matheroni* Req. — F, *Bulimus Rillyensis* Desh. Rilly (DESHAYES). — G. *Succinea oblonga* Drap. Quaternaire (SANDBERGER). — H, *Pupa coarctata* Desh. Aquitanien (DESHAYES). — I, *Pupa vetusta* Dawson, Carbonifère (DAWSON). — J, *Clausilia Edmondi* Boissy, Rilly (DESHAYES). — K. *Clausilium Küsteri* Rosm. (CAILLIAUD). (A, B, D, F, H, J, DESHAYES.)

Les formes pliocène et quaternaire sont pour la plupart identiques aux espèces actuelles.

Bulimus Scopoli (fig. 261, F). Coquille plus allongée que chez Helix, turriculée, ouverture oblongue, à péristome épais, réfléchi, mâchoire épaisse à gros plis.

Les Bulimes sont assez abondants dans le Tertiaire. Ils datent du Crétacé supérieur.

La coquille se réduit à une lamelle dans un certain nombre

de genres vivants (*Ariolimax* Mörch), et disparaît tout à fait dans le genre *Arion* Fér.

2e FAMILLE. — LIMACIDÉS.

Mâchoire oxygnathe (son bord inférieur forme une saillie aiguë). Les variations de la coquille sont parallèles à celles de la famille précédente.

Zonites Montf. est très voisin d'*Helix* : il est globuleux, à spire assez haute, à bord tranchant; l'ombilic est profond; le test est mince et hyalin. Beaucoup de fossiles décrits comme *Helix* appartiennent à ce genre, qui comprend les plus anciens Pulmonés connus. (*Z. priscus* Carpenter, du Houiller d'Amérique). On retrouve les *Zonites* à partir du Miocène.

La coquille devient encore plus mince chez *Vitrina* Drap., où le dernier tour s'évase largement. Éocène-Actuel. Elle devient interne, et se réduit à une lamelle surmontée d'un nucléus chez *Parmacella* Cuv. (Miocène supérieur-Actuel), à une lamelle presque plane chez *Limax* (Miocène-Actuel).

3e FAMILLE. — TESTACELLIDÉS.

Pas de mâchoire. Radula très développée formée de séries obliques de dents très allongées et aiguës

Même série de réduction dans la coquille.

Glandina Schum. Coquille bien développée, fusiforme, semblable à celle d'une Lymnée, mais la columelle est brusquement tronquée ; bord tranchant (Crétacé supérieur-Actuel).

Testacella Cuv. Coquille très petite, externe, très évasée, faiblement spiralée (Tortonien-Actuel).

4e FAMILLE. — PUPIDÉS.

Mâchoire lisse. Coquille très allongée, multispirée, se rétrécissant souvent en avant; la bouche, à péristome réfléchi, est souvent resserrée par des dents et des plis.

Clausilia Drap. Coquille allongée, fusiforme, *sénestre*, à tours très nombreux. Bouche ovale, rétrécie par deux ou plusieurs dents lamellaires du bord interne. A la columelle s'attache une mince lame calcaire aplatie et échancrée, portée au bout d'un fin pédoncule contourné et appelée *Clausilium*. Cette pièce retient encore l'ouverture quand l'animal est enfoncé dans sa coquille. Tertiaire. 700 espèces vivantes (fig. 261, J, K).

Pupa Drap. Diffère de *Clausilia* par la taille plus petite, les tours moins nombreux, la forme plus ramassée, l'enroulement *dextre*. Il y a encore des plis au péristome, mais souvent pas

de clausilium. Ce genre est l'un des plus anciennement apparus des Pulmonés (Carbonifère). Abondant dans le Tertiaire (fig. 261, H, I).

P. vetusta Daws. Houiller de la Nouvelle-Écosse.

P. muscorum L. Pliocène-Actuel.

5e FAMILLE. — SUCCINÉIDÉS.

Tentacules postérieurs rudimentaires ou nuls. Mâchoire surmontée d'une plaque accessoire quadrangulaire. Coquille mince, variable.

Succinea Drap. (fig. 261, G). Coquille externe, à large ouverture ovale. Péristome simple. Columelle droite (Éocène-Actuel). Animal aquatique.

La coquille devient interne et rudimentaire dans des genres limaciformes actuels (*Homalonyx* d'Orb., *Hyalimax* Adams).

La section des ***Ditrèmes*** (orifices génitaux réunis) comprend deux familles, les *Vaginulidés* (terrestres), et les *Oncidiidés* (marins), qui n'ont pas de coquille.

2e SOUS-ORDRE. — BASOMMATOPHORES.

Yeux placés à la base des deux tentacules. Orifices sexuels toujours séparés. Coquille toujours présente. Vie aquatique.

1re Section. — Géhydrophiles.

1re FAMILLE. — AURICULIDÉS.

Coquille épaisse, épidermée, ovoïde, à spire visible; les parois des tours internes sont souvent résorbées plus ou moins complètement. Columelle épaissie, couverte de plis.

Auricula Lk. Coquille allongée, bouche étroite, columelle avec 2 à 3 plis. Éocène-Actuel.

La petite famille des *Otinidés* renferme des types où la coquille devient auriforme et lamellaire.

2e Section. — Hydrophiles.

Animaux vivants uniquement dans les eaux douces. Bouche à bord tranchant. Machoire à 1 ou 3 segments.

1re FAMILLE. — LIMNÉIDÉS.

Animal dextre.

Limnæa Cuv. Coquille aiguë, à dernier tour allongé et renflé, ouverture en forme d'amande.

Ce genre important joue un grand rôle depuis le Purbeckien, la forme des tours de spire et de l'ouverture permet de distinguer facilement les espèces qui varient notablement d'une formation à l'autre (fig. 262, A, B, C).

Planorbis Guett. Coquille discoïdale très déprimée; la face gauche est plus enfoncée que la droite. Bouche à labre tranchant de forme ronde, ovale ou glabre, oblique et tournée vers la gauche, à l'inverse de ce qui arrive ordinairement pour les

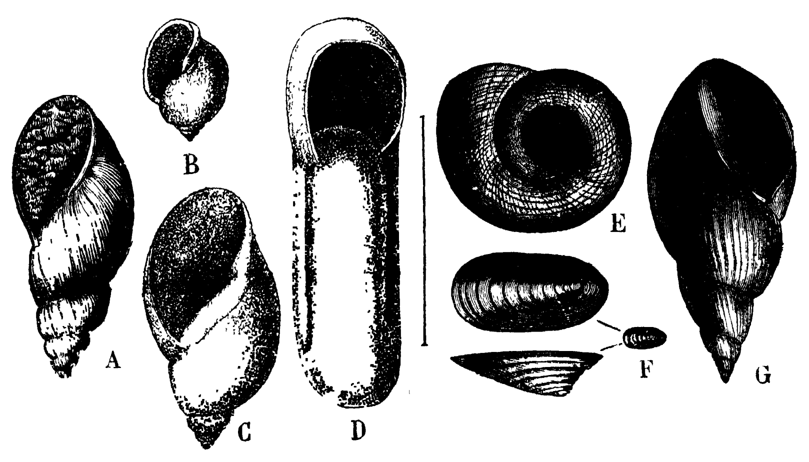


Fig. 262. — Pulmonés hydrophiles. — A, *Lymnæa longiscata* Brongn. Calcaire de Saint-Ouen. — B, *Lymnæa cylindrica* Br. — C, *Lymnæa pachygaster* Br. Aquitanien. — D, *Planorbis rotundatus*. — E, *Planorbis cornu* Brongn. Miocene. — F, *Ancylus illyricus* Neum. Miocène. — G, *Physa gigantea* Michaud, Suessonien, Rilly. (A, B, D, G, Deshayes; C, Quenstedt; E, F, Neumayr.)

autres coquilles dextres. Tours ordinairement arrondis et lisses, parfois carénés. Ce genre apparaît dans le Jurassique, et devient abondant dans le Tertiaire et surtout à l'époque actuelle (fig. 262, D, E).

Pl. multiformis Bronn du Miocène supérieur de Steinheim est célèbre par son extrême variabilité.

Ancylus Geoff. (fig. 262, F). Coquille patelliforme à sommet un peu incliné et faiblement spiral, semblable à une *Lottia* (Miocène-Actuel). Le nucléus est persistant dans quelques espèces (*Brondelia* Bourg. Éocène).

2[e] FAMILLE. — PHYSIDÉS.

Coquille à péristome tranchant, à spire conique, ressemblant

beaucoup aux diverses formes de Limnées, mais sénestre (l'animal est assez différent).

Physa Drap. (fig. 262, G). Le pied a des lobes latéraux dentés qui se rabattent sur la coquille. Purbeckien-*Tertiaire*-Actuel.

3e Section. — Thalassophiles.

Les 3 genres qui composent ce groupe sont tout à fait aberrants au point de vue anatomique, et leur position dans l'ordre des Pulmonés n'est nullement démontrée. On leur attribue un poumon, mais il n'est pas prouvé que ce sac soit exactement l'homologue de celui des véritables Pulmonés. Les *Siphonaria* ont de plus une branchie qui ressemble beaucoup à celle des Opisthobranches. Le disque céphalique résultant de la soudure des téguments de la tête avec les tentacules, rappelle aussi ce dernier ordre.

Le genre actuel *Amphibola* Schum. est le seul Pulmoné pourvu d'opercule.

1re FAMILLE. — SIPHONARIIDÉS.

La forme générale du corps chez *Siphonaria* Sow. et *Gadinia* Gray rappelle exactement celle des Patelles, et la coquille ne s'en distingue pas à la face supérieure. Le muscle columellaire a subi aussi la même modification chez les Patelles : il a pris la forme de fer à cheval. Mais il est interrompu en avant et à droite au niveau de l'ouverture de la cavité palléale. A cette ouverture correspond sur la coquille une dépression, parfois difficilement visible, qui est le seul caractère qui permette de distinguer ces coquilles de celles des Patelles où la dépression en question, quand elle existe, est dans le plan médian.

Les *Siphonaria* et *Gadinia* ont des coquilles presque semblables, les animaux diffèrent en ce que *Gadinia* est dépourvu de branchies. Elles apparaissent dans l'Éocène.

Répartition. — Nous ne savons rien sur les relations phylogénétiques des Pulmonés, soit entre eux soit entre les types voisins. Ils apparaissent dans le Houiller de la Nouvelle-Écosse, avec *Pupa*, *Zonites;* mais ils ne se retrouvent ensuite que dans les dépôts dont l'origine continentale est évidente comme dans le Purbeckien ; ils se continuent dans toute la période crétacée et tertiaire par des formes que l'on peut presque toutes rapporter aux genres vivants.

L'embryogénie et l'anatomie comparée n'ont donné non plus aucun renseignement satisfaisant à cet égard.

3e Ordre. — OPISTHOBRANCHES.

Cœur en arrière de la branchie. Système nerveux orthoneure. Sexes réunis. Formes marines.

Les Opisthobranches constituent un groupe étendu et absolument hétérogène, où il est impossible de retrouver un seul arbre continu, à branches divergentes, comme chez les Prosobranches. Les caractères anatomiques sont très variables, et montrent des degrés de différenciation très éloignés, depuis des types ou très simples ou dégradés (comme les *Rhodope* et les *Limapontia*), où l'appareil circulatoire fait défaut, jusqu'à des formes aussi élevées en organisation que la moyenne des Prosobranches (Bullidés). La coquille peut être nulle ou bien aussi développée que chez les Prosobranches; et entre ces deux extrêmes existent toutes les transitions. Au maximum de complication, la coquille ne diffère de celle d'un Prosobranche par aucun caractère essentiel ; et c'est seulement par l'étude des caractères différentiels des genres et la comparaison avec les formes vivantes que l'on peut établir que les formes fossiles qui vont suivre ont bien appartenu réellement à des Opisthobranches. Nous allons suivre pas à pas la régression de cette coquille, qui d'externe (Actæonidés) devient couverte par un repli mobile du manteau, puis devient tout à fait interne (Bullidés), et résorbe alors ses tours internes; elle devient ensuite patelliforme (*Umbrella*), puis simplement cornée (*Aplysia*), se réduit à une fine membrane hyaline (*Notarchus*) et disparaît enfin complètement (Doridiens et Éolidiens). Il n'est pas permis de considérer cette succession de formes dans l'ordre inverse et de voir là des stades de développement progressif, car dans tous Opisthobranches dont l'embryogénie a été étudiée, il existe à l'un des stades larvaires une coquille enroulée qui est manifestement l'homologue de celle qui persiste chez les Prosobranches.

1er SOUS-ORDRE. — TECTIBRANCHES.

Appareil respiratoire asymétrique, plus ou moins protégé par le manteau. Coquille plus ou moins développée chez l'adulte.

Les Opisthobranches pourvus d'une seule branchie latérale, recouverte par le manteau, sont les seuls pourvus de coquille et par suite conservés à l'état fossile. Ce sont aussi ceux qui sont le moins éloignés des Prosobranches par la conformation de leurs organes.

1re FAMILLE. — ACTÆONIDÉS.

La coquille est externe et l'animal peut s'y retirer complètement. Elle est enroulée, à plusieurs tours de spire. L'ouverture,

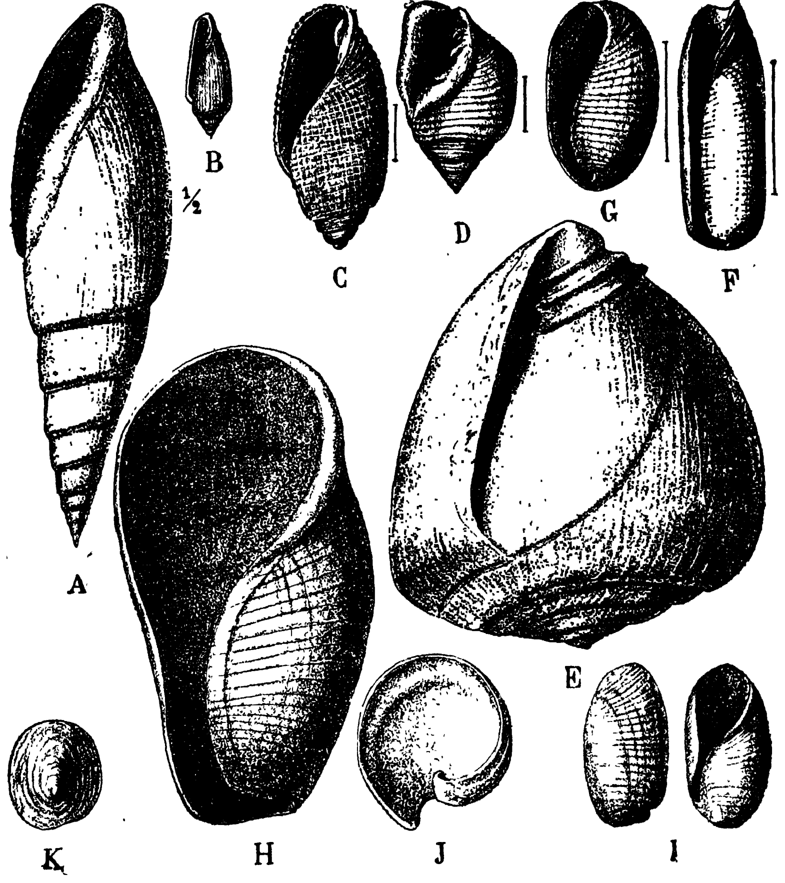


Fig. 263. — Opisthobranches. — A, *Actæonina acuta* d'Orb. Rauracien. — B, *Cylindrites acutus* Sow. Bathonien. — C, *Actæon* (*Actæonidea*) *Munieri* Desh. Bartonien. — D, *Ringicula ringens* Lk. Lutétien. — E, *Actæonella gigantea* Sow. Turonien. — F, *Volvaria bulloides* Lk. Lutétien. — G, *Bulla* (*Haminea*) *ovulata* Lk. Lutétien. — H, *Scaphander conicus* Desh. Lutétien. — I, *Acera striatella* Lk. Lutétien. — J, *Philine expansa* Dixon, Bartonien. — K, *Umbrella elongata* Michelotti, Astien. (A, Piette ; B, Fischer ; C, D, E, G, H, I, J, Deshayes ; E, K, Zittel.)

arrondie en avant, est étroite en arrière, comme chez les Olives ou les *Pseudomelania :* elle est naturellement holostome.

Actæonina d'Orb. ressemble beaucoup aux *Pseudomelania* avec

lesquels ce genre a été confondu jusqu'à d'Orbigny. Il en diffère par la forme plus renflée et la grandeur du dernier tour, qui dépasse celle du reste de la spire. Dans ce genre (Carbonifère-Éocène), la columelle est lisse (fig. 263, A); elle prend au contraire un ou plusieurs plis dans les autres genres; ce pli est encore peu net dans *Bullina* Fér. (Crétacé), s'accuse davantage dans *Cylindrites* Lyc. (Trias-Crétacé inférieur, fig. 263 B) et peut même se dédoubler dans *Actæon* Montf. (Trias-Actuel, fig. 263, C).

Ce genre est le plus important du groupe : il est bien représenté dans le Tertiaire (*A. simulatus* Sow.) et à l'époque actuelle. La coquille ressemble beaucoup à celle d'un Prosobranche, elle a même un opercule. Mais la présence des plis, qu'on ne rencontre pas chez les Prosobranches holostomes, est un excellent caractère distinctif.

Ringicula Desh. a été souvent placé dans les Prosobranches; la columelle a deux ou trois gros plis; le labre est très fortement épaissi. Crétacé-Actuel.

Avec *Actæonella* d'Orb. débute un processus qui va s'accuser dans les familles suivantes: le dernier tour devient très embrassant et déborde de manière à laisser libre une faible partie de la spire (Crétacé moyen et supérieur). Chez *Volvaria* Lk. (fig. 263,F) la spire est même complètement recouverte. Ces formes se reconnaissent d'ailleurs aux deux ou trois gros plis de la columelle.

2e FAMILLE. — BULLIDÉS.

La coquille, globuleuse, est caractérisée par la résorption des tours internes; elle ne peut jamais contenir entièrement l'animal. A mesure qu'elle se réduit elle a une tendance à devenir interne. Le dernier tour s'étend toujours de manière à cacher complètement la spire. Les Bullidés apparaissent dans le Trias, sont encore rares pendant la période secondaire, augmentent en nombre à l'époque tertiaire, et atteignent actuellement leur maximum. Les genres sont établis principalement sur des caractères anatomiques.

Hydatina Scham. Tours internes bien développés, mais toujours recouverts par le dernier tour. Jurassique-Actuel.

H. undulata Bean. Jurassique moyen.

Bulla ss. str. (Klein). La région antérieure de l'ouverture est plus élargie que dans le genre précédent. Crétacé et surtout Actuel. Rare comme fossile.

B. ampulla L. Actuel.

Scaphander Montf. Coquille ellipsoïdale, allongée, bouche rétrécie en arrière. Crétacé (?), Tertiaire, Actuel (fig. 263, H).

Acera Müller. La coquille, encore en partie externe, est très mince, translucide, globuleuse, à spire visible. Le dernier tour s'écarte un peu des précédents. Tertiaire-Actuel (fig. 263, I).

Philine Ascanius. Les premiers tours sont résorbés. Le dernier, largement évasé, ovale. Coquille très mince recouverte par le manteau. Crétacé (?), Tertiaire, Actuel (fig. 263, J).

A partir d'ici la coquille reste complètement interne et se réduit à une fine pellicule ; ces genres bien répandus à l'époque actuelle, ne se retrouvent pas à l'état fossile : tels sont *Doridium*, *Gastropteron*, etc.

3e FAMILLE. — PLEUROBRANCHIDÉS.

La coquille, quand elle existe, est patelliforme, et peut présenter un nucléus rudimentaire. Elle est calcaire chez *Umbrella* Cuv et cornée chez *Pleurobranchus* Lk. On conçoit qu'il est difficile de distinguer les coquilles d'Ombrelles de celles de formes appartenant à divers Prosobranches. On en a décrit dans le Pliocène (fig. 263, K) et dans le Jurassique (?).

2e SOUS-ORDRE. — NUDIBRANCHES.

Branchies symétriques, manteau soudé au tégument dorsal (notæum). Pas de coquille à l'état adulte.

Les parties solides sont réduites à des spicules qui se rencontrent dans le tégument dorsal chez les Dorididés. Par suite, ce sous-ordre n'a pas laissé de trace à l'état fossile.

3e SOUS-ORDRE. — PTÉROPODES.

Mollusques nus ou pourvus de coquille, à cœur opisthobranche. Sexes réunis. Le pied présente deux lobes latéraux différenciés en lames natatoires. Formes pélagiques.

Les *Ptéropodes* peuvent être définis des Opisthobranches adaptés à la vie pélagique, par suite d'une simple modification du pied : cet organe présente deux expansions latérales, très flexibles, jouant le rôle de nageoires. D'après tout ce qu'on sait de l'organisation de ces animaux, il n'y a pas plus de différence entre eux et les Tectibranches qu'entre ceux-ci et les Nudibranches. Rien ne prouve d'ailleurs que tous les Ptéropodes soient d'origine commune, et ne se rattachent pas à

des séries distinctes d'Opisthobranches. Les Ptéropodes nus (***Gymnosomes***) dérivent probablement des Aplysidés ; les autres sont abrités par une coquille qui peut affecter les formes les plus variées, et même changer plusieurs fois pendant le développement embryonnaire ; ce sont les ***Thécosomes*** qui paraissent se rattacher aux Bullidés (Pelseneer) (1).

Étant généralement des animaux de haute mer, les Ptéropodes sont assez rares dans les formations géologiques et ne jouent aucun rôle en stratigraphie. La plupart des formes actuelles apparaissent dans le Tertiaire. Il n'existe dans les dépôts secondaires aucune coquille que l'on puisse rapporter aux Ptéropodes. Par contre, à l'époque paléozoïque ont vécu un certain nombre de Mollusques de grande taille, dont les relations sont encore problématiques : néanmoins c'est aux Ptéropodes que l'on peut les rapporter avec le plus de probabilité, en réservant bien entendu la question de savoir si les définitions anatomiques du groupe s'appliquent encore.

Les ***Ptéropodes Thécosomes*** les plus voisins des Gastéropodes ordinaires par leur coquille sont les *Spirialis* Eyd. et Soul., animaux de très petite taille, enroulés et sénestres, qu'on trouve dans l'Éocène du bassin de Paris (*Sp. pygmæa* Deshayes), dans le Pliocène de Sicile (Seguenza) et dans les mers actuelles. Ces animaux ont de l'analogie avec la forme vivante *Limacina*, mais il est difficile d'indiquer les limites de cette famille.

Les autres Ptéropodes ne sont pas spiralés, mais symétriques.

Hyalæa Lk. Coquille globuleuse, dont la face dorsale se prolonge au-dessus de l'ouverture, étroite, terminée par un ou trois pointes. Miocène-Actuel.

Cleodora Péron et L. a une forme triangulaire, aplatie ; l'ouverture n'est pas contractée. Miocène, Pliocène, Actuel.

Chez *Vaginella* Daud. les bords de la coquille sont presque parallèles, et se rapprochent rapidement en arrière pour former une pointe. Oligocène, Miocène (fig. 264, C).

Creseis Rang (*Styliola* Les.) Coquille très allongée, aciculée, lisse. Pliocène et Actuel.

Dans le Silurien on trouve en abondance des coquilles presque identiques au *Styliola* actuelles, et n'en différant guère que par des stries transversales et l'absence de pointe terminale. Ce sont les *Tentaculites* Schl. et les *Cornulites* Schl.

Tentaculites Schl. est une forme très commune dans le Silurien et le Dévonien, qui a été rapportée parfois aux Dentales ou aux

(1) Pelseneer, *Challenger Reports*, part. LXVI. *Pteropoda.*

Annélides. On a aussi considéré les *Tentaculites* comme des épines de Brachiopodes ou des pinnules de Crinoïdes (fig. 264, A, B).

Coquille conique, très allongée, ornée d'anneaux saillants.

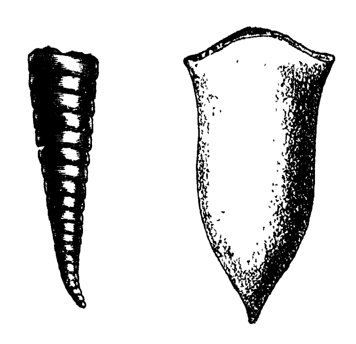


Fig. 264. — Ptéropodes. — A, *Tentaculites*. — B, *Cornulites* (NEUMAYR). — C, *Vaginella depressa* Daud. Langhien, Saucats (d'après nature).

L'extrémité du cône montre souvent la coquille embryonnaire, enroulée, identique aux coquilles embryonnaires de *Styliola*.

Les *Ptéropodes Gymnosomes* sont dépourvus de coquille. Ils ont, d'après Pelseneer, plus d'affinités avec les Aplysidés qu'avec les Thécosomes, et sont les Ptéropodes les plus voisins des Tectibranches ordinaires. Ils n'ont naturellement pas laissé de trace à l'état fossiles.

Appendice aux Ptéropodes. — Conularidés.

On rapporte généralement aux Ptéropodes un certain nombre de formes paléozoïques de grande taille, qui n'ont pas d'analogues dans la nature actuelle et qui méritent une attention particulière.

Conularia Mill. (fig. 265, A, B, C.) a en général la forme d'une pyramide quadrangulaire. Les arètes des quatre angles dièdres présentent chacune un sillon longitudinal bien marqué (sillon angulaire, *s'*), les lignes médianes des faces présentent aussi un sillon longitudinal qui détermine sur les moules internes une carène (ligne segmentale, *s*). Les ornements sont ou bien de fines stries transversales, ou bien des côtes plus fortes, infléchies en avant, et coupées par des stries longitudinales plus fines. Des cloisons concaves en avant divisent en chambres le sommet de la coquille. La bouche, rarement conservée, a une forme toute spéciale : les quatre faces de la pyramide s'infléchissent l'une vers l'autre, de manière à circonscrire une ouverture quadrangulaire très rétrécie, prolongée par quatre fentes qui

séparent les lobes infléchis de la coquille. Celle-ci a une composition tout à fait exceptionnelle pour les Ptéropodes : elle est formée de substance cornée et de phosphate de chaux.

Les Conulaires sont très abondantes dans les terrains paléozoïques depuis l'Ordovicien ; elles deviennent rares dans le Permien et le Trias. On distingue des formes à section carrée, losangique, ou rectangulaire (1).

Hyolithes Eichw. apparaît dès le Cambrien et devient rare du

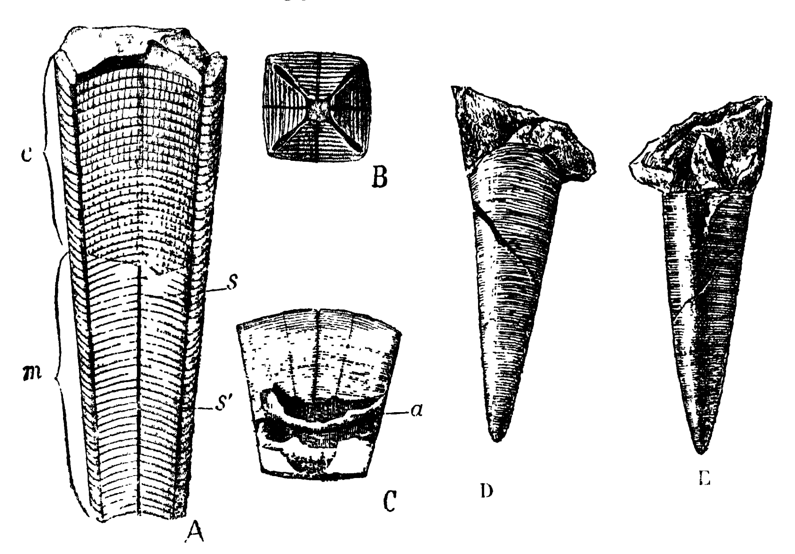


Fig. 265. — A, *Conularia acuta*, F. Rom. Dévonien, Bolivie. Coquille brisée en bas pour montrer le moule interne, *m* ; *s*, ligne segmentale ; *s'*, sillon angulaire. — B, *C. quadrisulcata* Sow. Carbonifère inférieur, Glasgow. Ouverture vue de face. — C. *C. Quichua* Ulr. Dévonien, Bolivie. Portion inférieure de la coquille brisée pour montrer les cloisons concaves (STEINMANN). — D, E. *Hyolithes princeps* Bill. A, vue dorsale ; B, vue ventrale, Cambrien inférieur, Attleborough, New-York (WALCOTT).

Dévonien au Permien. La coquille est formée de carbonate de chaux ; sa section est triangulaire. La bouche, qui n'est pas rétrécie par les lobes de la coquille, présente un opercule calcaire, spiralé, ayant la forme d'un cône circulaire coupé par un plan axial : la surface courbe s'appuie sur le bord prolongé en avant de la coquille. Il existe souvent des cloisons à l'extrémité postérieure (fig. 265, D, E).

La position systematique des types précédents nous semble encore bien douteuse, quoique la plupart des auteurs s'accordent

(1) Steinmann, *Elemente der Palæontologie*. — Ulrich, *Beiträge zur Geol. und Pal. von Südamerika*. I, Pal. Verstein. aus Bolivien, 1892.

aujourd'hui à les considérer comme des Ptéropodes. Il est clair toutefois qu'il ne s'agit pas là de Céphalopodes, comme on l'a cru longtemps, puisque les cloisons ne sont pas traversées par un siphon. Mais d'autre part le type Ptéropode est trop défini et trop restreint anatomiquement pour qu'il soit prudent d'y faire entrer des formes sur l'organisation desquelles nous ne savons rien, et qui ne ressemblent de près à rien de ce que nous connaissons.

Abstraction faites des formes douteuses mentionnées, les Ptéropodes sont représentés dans la période paléozoïque par les *Tentaculites*, et dans la période caïnozoïque par des formes encore actuellement vivantes (sauf *Vaginella*). Aucun Ptéropode n'a encore été mentionné pour l'époque mésozoïque.

§ 3. — **Répartition géologique des Gastéropodes.**

On a découvert jusqu'ici dans les couches fossilifères les plus anciennes (*Cambrien* inférieur à *Olenellus*, six genres et treize espèces de Gastéropodes (1). Il est bien peu probable que cette faune si restreinte comprenne la totalité des formes qui ont existé à cette époque, de sorte qu'il est difficile de tirer de son examen des conclusions précises, d'autant plus que la position systématique de ces formes est bien incertaine. Elles présentent néanmoins quelque intérêt. Il existe quatre séries de formes. Le genre *Scenella* Bill. comprend des coquilles rappelant très exactement nos Patellidés; *Stenotheca* Salt. a la forme d'un capuchon plus ou moins recourbé, avec de fortes côtes concentriques ; ce genre est rapporté aux Capulidés, et le genre *Platyceras* lui-même est aussi représenté. Les coquilles turbinées sont rapportées aux genres *Straparollina* et *Rhaphistoma*. Les Pleurotomaires vrais, avec leur échancrure marginale et leur bande longitudinale, n'ont pas été trouvés dans ces couches : *Pl. attleboroughensis*. Shal. et Foers. est en réalité un *Rhaphistoma*.

On est donc en présence de formes symétriques, sub-symétriques et enroulées. Les premières représentent-elles des stades primitifs de Gastéropodes, antérieures à l'apparition de la torsion, et les secondes seraient-elles les représentants les plus anciens des formes tordues? Ou bien doit-on considérer *Scenella* comme une Patelle véritable, *Stenotheca* et *Platyceras primævum* comme des Capulidés, c'est-à-dire des Monotocardes déjà différenciés?

(1) Walcott, *U. S. Geol. Survey*. 10e Rep. 1888-89.

Cette dernière hypothèse, on le voit, fait remonter au delà du Cambrien l'époque de la différenciation des Hétérocardes et des Monotocardes, ce qui n'a, en somme, rien d'invraisemblable.

Tous les genres précédents passent dans le Cambrien supérieur à *Paradoxides* où se rencontrent des formes nouvelles intéressantes (1). C'est là qu'a été trouvée la coquille sénestre la plus ancienne, *Trochus* (?) *saratogensis* Walc., ainsi que celle où la columelle tronquée montre comme une indication d'un canal. Ce dernier genre (*Subulites* Conr., fig. 266, D) ne peut cependant nullement être considéré comme un ancêtre des Siphonostomes, qui n'apparaissent que beaucoup plus tard. Cette modification de la coquille semble analogue à celle qui se produit

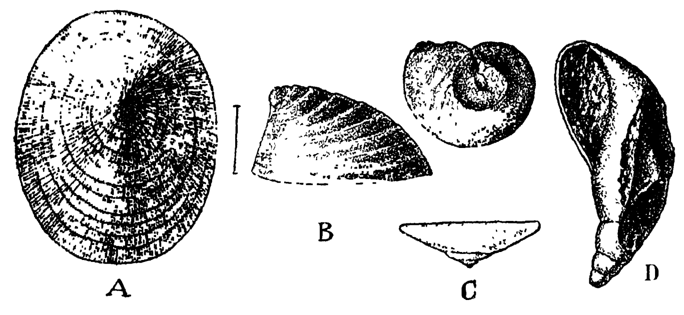


Fig. 266. — Gastéropodes cambriens. — A, *Scenella reticulata* Bill. Cambrien inférieur, Terre-Neuve. — B, *Stenotheca* (?) *rugosa* Hall, Cambrien inférieur, Attleborough. — C, *Rhaphistoma attleboroughensis* Sh. et Foer. Cambrien inférieur. Attleborough. — D, *Subulites ventricosus* Conr. Cambrien supérieur (Walcott).

chez les Rissoïdés, et ne prouve pas l'existence d'un siphon palléal.

On trouve aussi dans le Cambrien inférieur les premiers Ptéropodes, représentés par des tubes droits ou courbés, *Hyolithellus* et *Hyolithes* (fig. 265, A).

Le Paradoxidien contient en outre un grand nombre de *Pleurotomaria*, de *Murchisonia*, d'*Ophileta*, quelqnes *Bellérophontidés* et *Euomphalidés*, et des *Platyceras*. Les coquilles turbinées ont été rapportées au genre *Holopea* Hall (Turbinidés), qui, d'après Koken, est hétérogène.

La faune cambrienne, en laissant de côté les Ptéropodes et les Capulidés, comprend donc des Diotocardes typiques, et des familles éteintes de position systématique incertaine, qui doivent

(1) Shaler, *Bull. Mus. Comp. Zool.* 1888. — Walcott, *Proc. U. S. Museum*, XIII, 1890.

probablement être rapportées à ce même sous-ordre. Koken assigne à tout le groupe, comme forme primordiale probable, le genre *Rhaphistoma* qui comprend des formes ombiliquées, carénées, mais sans fente marginale ni sillon. De cette souche commune dérivent d'une part les *Pleurotomaria*, de l'autre les Euomphalidés. L'apparition si précoce des *Capulidés* dans le Cambrien inférieur, et leur abondance relative dans tout le Cambrien, sont difficiles à expliquer, étant donnée la position systématique assignée aux *Capulidés* vivants par l'Anatomie comparée. Ces animaux sont Monotocardes et semblent dériver des Trochidés. Mais ces derniers sont plus récents : les plus anciens signalés jusqu'à ce jour datent de l'Ordovicien (*Eunema*). Or Meek et Worthen ont montré que les impressions musculaires des *Platyceras* paléozoïques sont bien identiques à celles des *Capulus* typiques. Ces conclusions sont-elles vraies pour les formes du Cambrien inférieur? Les études faites jusqu'à ce jour ne permettent pas de l'affirmer.

Nous avons signalé les difficultés que l'on éprouvait à attribuer les formes paléozoïques turbinées respectivement aux Trochidés, aux Littorinidés, aux Naticidés, aux Capulidés et aux Xénophoridés. Les discussions ne sont pas closes sur ce sujet difficile, de sorte que l'on ne peut pas encore préciser exactement l'époque d'apparition de ces familles. Cette difficulté peut tenir à deux causes. D'une part, comme nous l'avons vu, les caractères conchyliologiques sont peu nombreux et peu variés, en comparaison des caractères anatomiques; d'autre part, il est probable que beaucoup des formes paléozoïques aujourd'hui disparues avaient une organisation intermédiaire entre des types aujourd'hui distincts, et que par suite les divergences étaient encore peu accentuées.

La plupart des genres du Cambrien supérieur persistent jusqu'à la fin de l'ère primaire. Il en est de même des Ptéropodes qui ont apparu dans le Silurien (*Conularia*, *Hyolithes*). Il apparaît dans cette période peu de formes nouvelles. Cependant il faut noter l'existence des Pseudomélaniidés à partir du Silurien supérieur (*Loxonema*) et surtout du Dévonien (*Macrocheilus*).

Dans le *Trias*, la faune de Gastéropodes subit des changements importants. Les Ptéropodes primaires ont complètement disparu. Les Bellérophontidés et les Euomphalidés deviennent moins abondants, tandis que les Ténioglosses Rostrifères prennent la prépondérance avec les Pseudomélaniidés, les Mélaniidés, les Littorinidés. C'est dans le Trias alpin qu'on rencontre

pour la première fois de véritables Siphonostomes, à siphon encore réduit (Cérithidés). Les Fissurellidés, Naticidés, Néritidés, Scalariidés, des Patellidés et Opisthobranches bien typiques se trouvent aussi dans le Trias.

L'évolution déjà sensible dans le Trias, se continue dans le *Jurassique*, où les Bellérophons et les Euomphales n'ont plus que des descendants douteux. La tendance au développement du canal siphonal s'accentue, de telle sorte que les Cérithidés, les Nérinéidés, Chénopodidés, Strombidés, sont représentés par de nombreux genres. On peut dire que toutes les familles actuelles de Diotocardes et de Ténioglosses Rostrifères sont représentées dans le Jurassique à l'exception des Haliotidés. Une seule famille est actuellement éteinte, celle des Nérinéidés. Les Trochidés et Pleurotomaridés sont très abondants.

Dans le *Crétacé inférieur* apparaissent les Proboscidifères Siphonostomes (Tritoniidés, etc.) et les Sténoglosses qui en dérivent manifestement (Fusidés, Muricidés). Les familles les plus différenciées comme les Volutidés, Pleurotomidés, etc., apparaissent un peu plus tard dans le Crétacé supérieur.

A partir de ce moment, la faune des Prosobranches est à peu près constituée telle qu'elle s'est maintenue jusqu'à l'époque actuelle, en ce sens qu'aucune famille importante n'a fait son apparition dans le *Tertiaire* (sauf peut-être les Hétéropodes). Les Opisthobranches actuels pourvus de coquille sont tous connus dans le Tertiaire, et beaucoup remontent bien plus haut. Koken assigne comme ancêtres aux Opisthobranches Tectibranches les Loxonématidés du Carbonifère. Cette opinion nous semble s'accorder difficilement avec les données de l'Anatomie comparée, qui font supposer que les Tectibranches ont été séparés des Prosobranches dès l'origine, et n'en sont pas une branche dérivée. Les Actæonidés semblent représentés dans le Carbonifère. Ils sont communs, ainsi que les Bullidés, depuis le Trias.

Nous ne savons rien sur l'origine des Pulmonés. Les plus anciens sont des *Pupa* et des *Zonites* du Carbonifère, si l'on fait abstraction d'une Siphonaire douteuse du Silurien. Il faut aller ensuite jusqu'au Jurassique moyen où les Pulmonés sont assez fréquents. Dans les couches de Purbeck se trouvent déjà beaucoup de genres vivant actuellement (*Planorbis*, *Physa*, *Lymnæus*, etc.), et leur nombre augmente dans le Crétacé supérieur.

Embranchement VIII MOLLUSQUES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. I. AMPHINEURES																
Cl. II. GASTÉROPODES																
O. I. PROSOBRANCHES																
S. O. I. DIOTOCARDES																
A) *Homonéphridés*																
B) *Hétéronéphridés*	??															
C) *Mononéphridés*	?	?	?	?												
S. O. II. HÉTÉROCARDES	?															
S. O. III. MONOTOCARDES																
A) *Ténioglosses*																
a) Rostrifères																
b) Probosc. holostomes	?	?	?	?												
c) Probosc. siphonostomes																
d) Semi-proboscidifères	?															
B) *Sténoglosses*																
C) *Hétéropodes*																
O. II. PULMONÉS																
S. O. I. STYLOMMATOPHORES																
S. O. II. BASOMMATOPHORES																
O. III. OPISTHOBRANCHES																
S. O. I. TECTIBRANCHES																
[S. O. II. NUDIBRANCHES]																
S. O. III. PTÉROPODES																
Conularidés																

3e Classe — LAMELLIBRANCHES (1)

Mollusques aquatiques, en général fouisseurs ou fixés, dépourvus de tête distincte, pourvus d'un manteau divisé en deux lobes et d'une coquille bivalve.

§ 1. — Généralités

Caractères généraux. — Les Lamellibranches sont aussi communément appelés *Acéphales* (Cuvier), *Bivalves* (Linné) ou *Pélecypodes* (Goldfuss). La dénomination que nous conservons, comme la plus fréquemment employée, est due à de Blainville.

Les Lamellibranches sont dépourvus de tête distincte. Les or-

(1) Fischer, *Manuel de conchyliologie*, 1880-87. — Pelseneer, *Archives de Biologie* (Van Beneden, 1891). — Neumayr, Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. *Denk. k. Akad. Wiss. Wien.*, 1891. — Gioli, *Bol. Soc. malac. ital.*, 1889. — Jackson, *Mem. Boston Soc. nat. hist.*, 1889.

ganes ont la symétrie bilatérale, et le corps est en général comprimé suivant la direction perpendiculaire au plan de symétrie. Le manteau forme deux lobes soudés au corps le long de la ligne dorsale; la coquille, qui reproduit cette disposition du manteau, se compose de deux valves articulées par une *charnière* située toujours *dorsalement.*

Ces caractères permettent presque toujours de distinguer à première vue la coquille d'un Pélécypode de toute autre coquille : la présence de deux valves égales sépare en effet nettement le groupe des Gastéropodes et des Céphalopodes. C'est avec les Brachiopodes que les Lamellibranches présentent le plus d'analogie apparente au point de vue de la coquille. Mais chez les premiers, le plan de symétrie de l'animal est toujours perpendiculaire au plan de séparation des valves, et chacune de celles-ci est symétrique. Chez les Lamellibranches au contraire le plan de symétrie de l'animal coïncide avec le plan de séparation des valves ; de sorte que celles-ci sont en général symétriques l'une de l'autre, au moins dans leur forme : il y a donc une valve droite et une valve gauche, qui ne diffèrent souvent que par les caractères de la charnière, mais qui cependant peuvent être plus ou moins différenciées extérieurement l'une de l'autre quand l'animal vit fixé (Ostréidés, Pectinidés, Rudistes, etc.).

Les Lamellibranches sont d'une manière générale des animaux essentiellement fouisseurs. Ils vivent dans le sable et dans la vase, où ils peuvent cheminer parfois avec une grande rapidité. Ce genre de vie explique divers traits de l'organisation des formes normales du groupe, par exemple la forme ovale, tranchante, de la coquille, l'absence d'organes sensoriels portés sur une tête, la forme du *pied.* Cet organe est situé au *côté ventral* de l'animal. Il est comprimé latéralement, en forme de hache (d'où le nom de Pélécypodes) et peut faire saillie hors de la coquille. Dans plusieurs formes primitives (*Nuculidés*) il s'aplatit et forme une véritable sole, sur laquelle l'animal peut ramper comme les Gastéropodes.

Beaucoup de Lamellibranches vivent fixés à la surface du sol, au fond de l'eau ou sur les rivages. La fixation peut s'opérer par deux procédés. Souvent le pied sécrète une production spéciale, le *byssus*, composé de filaments cornés, analogues à la spongine ou à la soie, et dont l'extrémité s'accole aux corps résistants.

Dans d'autres cas, l'animal libre dans le jeune âge, se fixe par une de ses valves qui se modifie alors profondément (Ostréidés, Rudistes). Un cas intermédiaire est fourni par les Pectini-

dés qui sont simplement posés sur le sol, et qui peuvent se mouvoir en ouvrant et fermant alternativement leur coquille. Dans ces cas, le pied reste rudimentaire ou disparaît complètement.

Enfin quelques Lamellibranches peuvent nager dans l'eau en ouvrant et fermant alternativement leurs valves ou bien sautent à une certaine hauteur en s'aidant de leur pied.

Les organes internes ne présentent pas, à beaucoup près, des variations aussi étendues que chez les Gastéropodes : la classe des Lamellibranches est donc remarquablement homogène. A côté du type normal, on ne peut guère citer que deux ou trois groupes de formes très spécialisées, comme les Pholadidés, les Térédidés et les Rudistes. Aussi la classification naturelle des Lamellibranches présente-t-elle les plus grandes difficultés.

Les divers organes internes et externes ayant tous été envisagés successivement comme pouvant servir de base à la classification, nous devons les passer rapidement en revue pour justifier la classification que nous adoptons ici.

Le *système nerveux* est caractérisé par l'absence de *triangle latéral :* en d'autres termes les ganglions qui innervent la branchie (palléaux) ne sont pas reliés aux pédieux par des commissures. Cependant Pelseneer a montré récemment que chez les Nuculidés, les ganglions cérébroïdes et pédieux sont réunis de chaque côté par *deux* connectifs. Cette découverte importante prouve que les véritables ganglions palléaux sont en réalité soudés aux cérébroïdes, et permet de ramener le système nerveux des Lamellibranches au même plan que celui des autres Mollusques. De plus elle a cet intérêt pour l'objet qui nous occupe, qu'elle permet de supposer que les Nuculidés sont parmi les Lamellibranches existant actuellement, les moins éloignés de la souche commune qui a donné naissance d'autre part aux Gastéropodes.

Le *cœur* placé dorsalement, sous la charnière, a deux oreillettes. Il est traversé par le rectum, sauf chez *Nucula*, qui se rapproche à cet égard des Gastéropodes élevés, et pour les Ostréidés : chez ces derniers, c'est par suite d'une torsion des organes sur laquelle nous ne pouvons insister ici.

Le *tube digestif* est dépourvu de radula : l'animal ne peut vivre que d'aliments très ténus La bouche et l'anus sont aux deux extrémités du corps. La bouche est l'*extrémité antérieure* de l'animal et l'anus l'*extrémité postérieure*.

Les organes respiratoires sont des *branchies*, suspendues au manteau sur toute la longueur du corps, non loin du point d'attache du manteau avec le corps. On admettait jusqu'au-

jourd'hui qu'il y a chez les Pélécypodes, tantôt une paire, tantôt deux paires de branchies de chaque côté. Pelseneer et Ménégaux ont montré qu'en réalité il n'existe de chaque côté qu'*une seule* branchie morphologiquement comparable à celle des Gastéropodes Scutibranches : chez les Nuculidés, par exemple, la branchie est presque semblable à une branchie d'Haliotis ; seulement un des côtés de la branchie peut avorter, comme cela se voit aussi chez les Gastéropodes Monotocardes où la branchie se soude au manteau.

Les deux lobes du manteau ont dans les types inférieurs leurs bords libres du côté ventral. Ces bords sont alors pourvus de nombreux appendices sensoriels (*Lima*, *Pecten*, etc.). Mais dans les formes plus élevées, les deux lobes se soudent en plusieurs points de manière à former un sac qui enveloppe la masse viscérale et percé seulement de distance en distance par des fentes longitudinales.

Il peut y avoir un seul point de soudure qui isole seulement la portion postérieure de la fente : c'est par cette boutonnière que se fait l'entrée et la sortie de l'eau pour la respiration et aussi la sortie des matières fécales : le pied peut sortir par la grand fente antérieure (*Lucina*). Dans d'autres types cette fente se rétrécit, et de plus l'ouverture postérieure se divise en deux : il existe ainsi, d'avant en arrière, une fente pédieuse, une ouverture branchiale et une ouvertue anale.

Chez divers Cardiidés, les bords de ces deux ouvertures se prolongent en cheminées rétractiles, qui sont la première indication des *siphons*. Enfin chez les Lamellibranches supérieurs, les siphons se développent beaucoup et peuvent, au maximum d'extension, dépasser la longueur de la coquille (*Tellina*, etc.).

Enfin dans quelques cas les siphons sont soudés par une production épidermique épaisse (*Mya*) et ne sont plus rétractiles. Ils peuvent même s'encroûter de calcaire, et ainsi se forme un tube adventif, extérieur aux valves (*Teredo*, *Aspergillum*, etc.).

Muscles et impressions musculaires. — D'autres organes importants sont les *muscles* qui servent à fermer la coquille. Chez tous les Lamellibranches, sauf les Pholadidés et les Rudistes qui seront étudiés à part, ces muscles s'insèrent de la même manière sur les deux valves : ils sont perpendiculaires au plan de séparation même. Trois cas peuvent se présenter :

1° *Homomyaires*. — Dans le plus grand nombre des Lamellibranches il existe *deux muscles rétracteurs* sensiblement égaux : l'un est situé *au-dessus* de la bouche, c'est-à-dire entre celle-ci et la charnière), c'est le *muscle antérieur ;* l'autre est *au-dessous* de

l'anus (*muscle postérieur*) (Ex. : *Arca*, *Nucula*, *Cardium*, *Venus*, etc.).

2° *Hétéromyaires*. — Le muscle antérieur est très peu développé ; il passe sous la charnière le muscle postérieur est plus grand et tend à se rapprocher du centre de la coquille (*Mytilus*, *Avicula*).

3° *Monomyaires*. — Le muscle antérieur a complètement disparu, il ne reste qu'un muscle subcentral, très volumineux (*Pecten*, *Lima*, *Ostrea*).

On voit par ce qui précède que les variations des organes internes ne présentent pas une bien grande étendue. Leur examen était nécessaire pour nous permettre d'aborder la description de la coquille, qui porte l'empreinte de divers traits de l'organisation interne.

Coquille. Morphologie externe. — Dans le plus grand nombre des Lamellibranches à l'état adulte, et d'une manière tout à fait générale à l'état embryonnaire, la coquille se compose de deux valves égales extérieurement : elle est dite alors *équivalve* (*Arca*, *Cardium*, *Venus*, etc.). Cette égalité n'est d'ailleurs pas en général réalisée pour la face interne de la coquille ; les dents et les fossettes qui servent à l'articulation ne sont pas semblables aux deux valves, sauf dans le groupe que nous décrirons plus loin sous le nom de *Taxodontes*.

La coquille est *inéquivalve* chez la plupart des Lamellibranches qui vivent fixés par une des valves ou qui reposent sur le sol et ne sont doués que de faibles mouvements. C'est le cas de beaucoup de Pectinidés, Spondylidés, Ostréidés, etc. L'inégalité des valves atteint son maximum chez les Rudistes.

En général, l'animal peut, en contractant ses muscles adducteurs, fermer complètement sa coquille, car les bords des deux valves se juxtaposent exactement, et peuvent même parfois s'engrener par des crénelures (*Pectunculus*). Mais souvent les deux bords ne se rejoignent pas exactement du côté postérieur et la coquille est dite *bâillante* (*Pholadomya*, *Panopæa*, *Mya*, *Saxicava*, etc.). Plus rarement, la valve gauche est échancrée en avant pour livrer passage au byssus (*sinus byssal* de certains Aviculidés et Pectinidés).

La coquille s'accroît par des rapports successifs sur le bord libre de chaque valve ; l'accroissement est marqué par des stries concentriques presque toujours visibles. Le centre de ces stries est occupé par un point appelé *sommet* (*umbo*) : c'est par là qu'a débuté la coquille ; s'il y a des ornements rayonnés, ils divergent à partir du sommet. Souvent la région qui avoisine le sommet est saillante et recourbée en forme de *crochet*.

Dans la plupart des cas, les crochets sont plus ou moins nettement recourbés du côté antérieur (1). Ils sont dits alors *prosogyres*. Mais parfois aussi ils sont dressés en arrière (Nucules, Trigonies, etc.). Dans certains cas, les crochets sont extrêmement développés (*Isocardia*) et même enroulés (*Diceras*), et une valve isolée ressemble alors un peu à la coquille de certains Gastéropodes. Au contraire chez les *Ostrea* le crochet disparaît dans un âge avancé.

Parfois à la coquille s'ajoute un tube calcaire très différent par

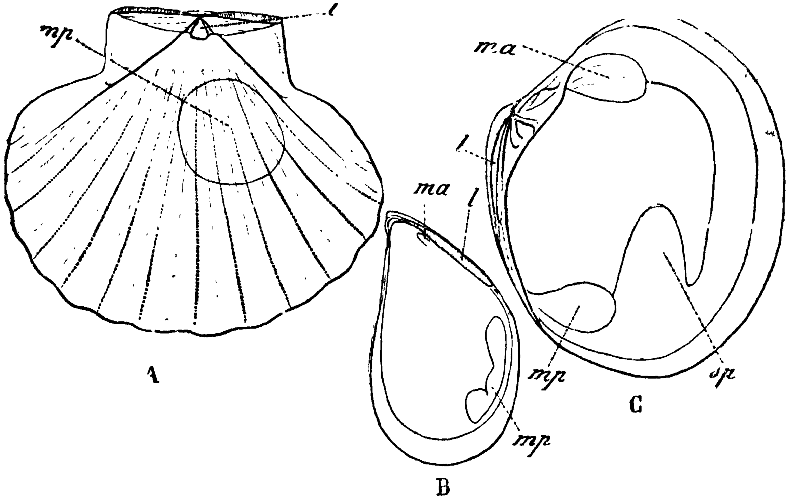


Fig. 267. — Morphologie interne des coquilles de Lamellibrsanche. — A, *Pecten Jacobæus* (Monomyaire). — B, *Mytilus edulis* (Hétéromyaire). — C, *Cytherea chione* (Homomyaire) (formes actuelles).

ma, muscle adducteur antérieur ; *mp*, muscle postérieur ; *l*, ligament ; *sp*, sinus palléal.

son origine et sa structure de la coquille elle-même : nous l'étudierons chez les Térédidés, les Clavagellidés, etc.

On peut observer souvent sur les coquilles des Lamellibranches des régions distinctes : nous examinerons ici deux cas importants de différenciation extérieure des coquilles équivalves, dans le but de fixer la nomenclature de ces diverses régions.

En observant une coquille de *Lucina columbella* par la région du sommet, les deux valves étant jointes, on voit en arrière des crochets une région déprimée, cordiforme, appelée *corselet* ou *écusson*, et en avant une autre région plus bombée, mais séparée de chaque côté par un sillon du reste de la coquille : cette der-

(1) Nous rappelons que les côtés antérieur et postérieur de l'animal sont déterminés respectivement par la bouche et l'anus.

nière s'appelle *lunule*. La lunule est plus fréquemment distincte que le corselet (Ex. *Cytherea*). En arrière des crochets, dans un grand nombre de cas, on observe sur les coquilles vivantes une production brunâtre, allongée, couvrant sur une certaine étendue la ligne cardinale. C'est le *ligament*, dont le rôle et les variations seront étudiés plus loin (voir fig. 306).

Un autre cas de différenciation morphologique très distinct du précédent, est fourni, par exemple, par les Arches. On n'observe plus ni lunule ni écusson. Mais la région cardinale est occupée par une surface plane ou faiblement excavée, appelée *aire ligamentaire*, surplombée par les crochets. Sur cette surface, ornée de sillons spéciaux, s'applique le ligament qui est alors mince et large (voir fig. 277-279).

Charnière. — La *charnière* est la partie de chaque valve qui sert à l'articulation avec la valve opposée. La *ligne cardinale* est la portion de la ligne d'union des deux valves, *visible extérieurement*, qui s'étend le long de la charnière. Le sommet de la coquille est toujours dans la région cardinale ou tout au moins à son extrémité.

Les caractères de la charnière présentent une grande importance. D'abord étant conservés dans les fossiles, ils permettent leur détermination ; mais de plus ils doivent aussi intervenir dans la classification naturelle du groupe : il est clair, *a priori*, que, chez les Lamellibranches, la plus grande partie des organes restant toujours à l'intérieur de la coquille, le mode d'ouverture et de fermeture de celle-ci prend un intérêt considérable dans la lutte pour l'existence. De là les variations nombreuses qui se manifestent dans la disposition de la charnière.

Ordinairement l'articulation se fait par l'intermédiaire d'un repli calcaire interne de chaque valve, appelé *plateau cardinal*, qui porte des dents et des fossettes. Les dents et les fossettes alternent d'une valve à l'autre de telle sorte qu'une dent vienne toujours se loger dans une fossette de la valve opposée. Le rôle de cette disposition est évidemment d'empêcher les mouvements de latéralité, une fois que les deux valves sont rapprochées, et de rendre ainsi la fermeture plus hermétique.

Neumayr a groupé les diverses formes de charnières en un certain nombre de types qui correspondent pour lui à des ordres distincts : nous indiquons la classification des charnières telle que Neumayr l'a remaniée dans son ouvrage posthume (1890), mais sans préjuger de la valeur systématique et de l'homogénéité des groupes ainsi définis.

1° *Cryptodontes* (fig. 268). — Dans le cas le plus simple, le

bord cardinal ne présente pas de plateau; les bords de la charnière peuvent être alors simples, lisses, dépourvus de dents. D'autres fois il existe bien au bord cardinal des indentations qui s'engrènent d'une valve à l'autre; ce ne sont pas des dents analogues à celles des autres Lamellibranches, mais des plis ou crénelures qui intéressent toute l'épaisseur de la valve, et sont souvent en continuité avec les côtes radiales qui ornent la coquille.

Nous verrons que, dans le groupe des Cryptodontes, Neumayr a placé arbitrairement toutes les formes paléozoïques dont la charnière est inconnue.

2° *Taxodontes* (fig. 269, A, fig. 276-279. — Les Nuculidés et

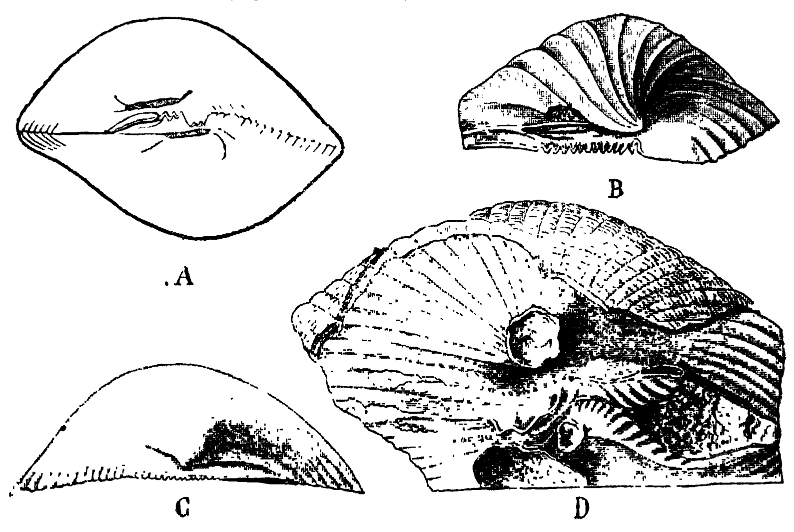


Fig. 268. — Charnière cryptodonte. — A, *Antipleura bohemica* Barr. — B, *Præcardium primulum* Barr. — C, *Pleurodonta bohemica* Conr. — D, *Dualina bohemica* Barr. — Silurien supérieur (E2), Bohême. (Conrath.)

les Arcidés ont un large plateau cardinal, présentant des dents nombreuses et alignées. Dans les cas les plus simples, ces dents sont semblables, normales au bord du plateau cardinal et croissent régulièrement du centre aux extrémités (*Nucula*, *Arca*). Mais parfois ainsi les dents les plus externes peuvent devenir fortement obliques, ou parallèles au bord cardinal (*Macrodon*, *Cucullæa*) (fig. 277, D, et 278).

3° *Hétérodontes* (fig. 269, F). — La plupart des Lamellibranches les plus élevés en organisation ont des dents en petit nombre (sept au plus à chaque valve). On y distingue des *dents cardinales* (*dc*) courtes, divergentes à partir du sommet, et des *dents latérales* plus ou moins éloignées du sommet (*dl*).

Celles-ci peuvent être de simples saillies (*Cardium*) ou bien des lames allongées presque parallèles au bord du plateau car-

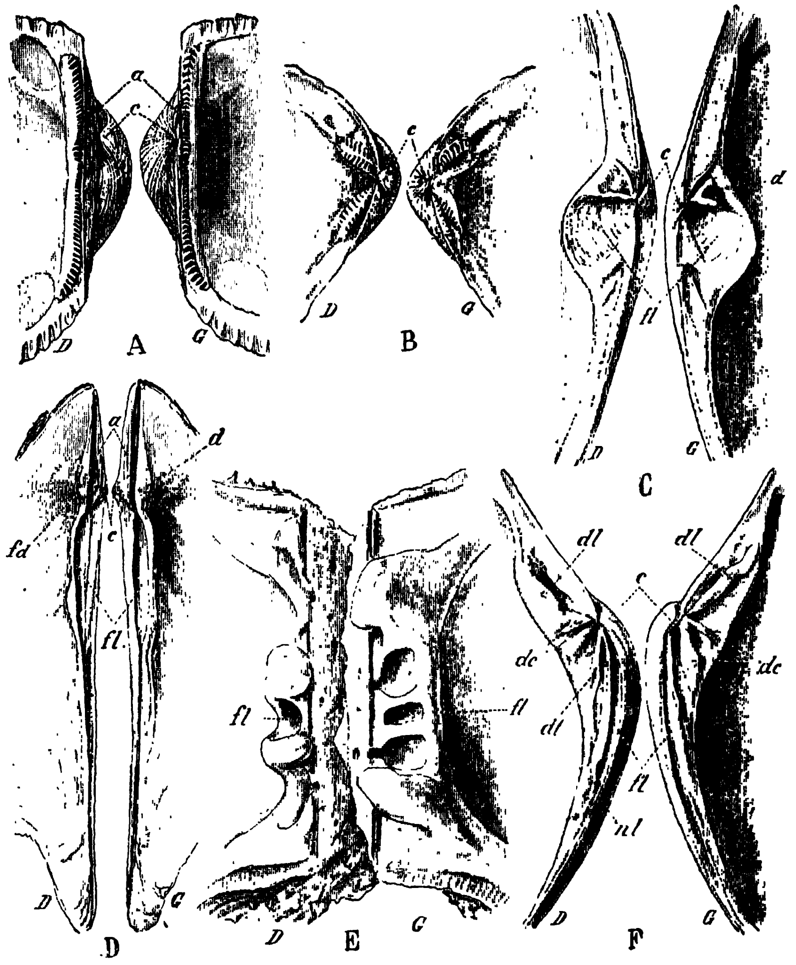


Fig. 269. — Types de charnières de Lamellibranches. — A, Type taxodonte (*Arca diluvii* Lk. Pliocène). — B, type schizodonte (*Trigonia canaliculata* Val.) — C, type desmodonte (*Lutraria elliptica* Lk.). — D, type dysodonte (*Avicula hirundo* L.). — E, type isodonte (*Spondylus aurantiacus* L.). — F, type hétérodonte (*Cytherea chione* Lk.) (formes actuelles).

a, aire ligamentaire ; *c*, crochets ; *d*,*d'*, dent ; *dc*, dent cardinale ; *dl*, dent latérale ; *fl*, fossette ligamentaire ; *fd*, fossette dentaire ; *nl*, nymphe ligamentaire. — *D*, valve droite ; *G*, valve gauche. (D'après nature.)

dinal (*Cyrena*). On en trouve rarement plus de deux de chaque côté. La distinction des dents cardinales et latérales est très nette chez les Cardiidés et les Lucinidés, où la dent latérale pos-

térieure est située en arrière du ligament, et la dent latérale antérieure à la même distance du sommet de l'autre côté; mais ordinairement les dents latérales se rapprochent davantage du sommet, et parfois la distinction est très difficile (*Cardita*).

Chez tous les Hétérodontes, les dents d'une même valve sont séparées par des fossettes où pénètrent les dents de la valve opposée : les deux valves présentent donc au point de vue du relief une disposition inverse.

4° *Schizodontes* (fig. 269, B). — La valve droite porte deux dents lamellaires très saillantes, divergeant à partir du sommet. Elles laissent entre elles un large espace où s'engage une très forte dent triangulaire de la valve gauche. Cette dent est bifurquée. De chaque côté est à la valve droite une autre dent, ce qui détermine deux fossettes où s'engagent les dents de la valve droite. Chez les Trigonies, la surface de toutes ces dents est fortement crénelée.

5° *Desmodontes* (fig. 269, C). — Chez plusieurs familles qui ressemblent beaucoup aux Hétérodontes les plus élevés par l'ensemble de leurs caractères anatomiques et où le ligament est en totalité ou en partie interne, les saillies que présente la charnière ne seraient pas homologues, d'après Neumayr, des dents cardinales et latérales des Hétérodontes : elles n'alterneraient pas d'une valve à l'autre et seraient des productions nouvelles, en rapport seulement avec le bord du ligament.

Cette notion sur laquelle est fondé le caractère du groupe des Desmodontes nous paraît résulter de plusieurs confusions qui expliquent la difficulté qu'à éprouvée Neumayr pour définir son groupe des Desmodontes, adopté pourtant très généralement (Douvillé, Steinmann, Grobben, Gioli, etc.).

Neumayr admet que la disposition externe du ligament est primitive; il décrit le cheminement de cet organe vers l'intérieur, en partant des Pholadomyes, par les Panopées jusqu'aux Myes et aux Mactres.

M. Munier-Chalmas a vu au contraire que dans toutes les formes à ligament externe étudiées jusqu'ici, le ligament est d'abord interne et triangulaire.

En second lieu, s'il est exact que les nymphes ligamentaires, même très épaisses, des Panopées et des Myes sont en regard d'une valve à l'autre, les productions dentiformes des Corbules, des Panopées, des Mactres, alternent parfaitement.

La charnière des prétendus Desmodontes se ramène facilement au type général : elle ne diffère pas fondamentalement de celles des formes à ligament interne (*Scrobicularia*, *Mesodesma*, *Gna-*

thodon) que chacun laisse dans les Hétérodontes. Dans ces formes le ligament a *conservé* plus ou moins complètement la place qu'il occupait sur le plateau cardinal; une partie plus ou moins considérable a pu émigrer vers l'extérieur, mais ce qui reste a gêné, à un degré variable, le développement des dents ordinaires. Le développement de *Crassatella* nous donne la clef du problème. A un stade déjà assez avancé, il existe à chaque valve deux dents divergentes en avant de la fossette triangulaire. Puis l'accroissement se faisant inégalement sur les divers points, le plateau cardinal s'élargit beaucoup et le ligament ne va pas jusqu'à son bord ventral. Mais la dent postérieure, gênée par le ligament, passe *en dessous* de lui, et prend à une valve une forme aiguë, et à l'autre une forme mousse, plus réduite.

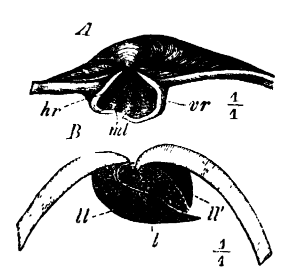


Fig. 270. — Charnière de *Mya*. — A, région cardinale de la valve gauche; *hr*, bord postérieur du cuilleron ligamentaire; *vr*, son bord antérieur épaissi; *ml*, sillons. — B, Coupe à travers les crochets des deux valves; *ll*, cuilleron de la valve gauche; *ll'*, celui de la valve droite; *l*, ligament (Steinmann).

Il peut arriver que le chevauchement des parties soit encore plus accentué ; dans ce cas le ligament est supporté, à l'une des valves, par l'une des dents cardinales, et se loge à la valve opposée, dans la fossette cardinale correspondante. Chez les Myes et les Corbules par exemple, existe à la valve gauche une sorte de cuilleron, qui loge le ligament, et n'est autre chose que la dent cardinale modifiée ; à la valve droite, le ligament passe dans une fossette creusée sous le sommet (fig. 270). Parfois une dent cardinale s'emboîtant dans une fossette correspondante peut aussi subsister à côté du ligament, à chaque valve (*Lutraria*, fig. 269, C, *d'*) ou à la valve droite (Myes, Corbules); et chez les Mactres, il existe aussi des dents latérales lamellaires, constituées comme chez les Hétérodontes.

Il ne faut pas confondre avec les dents proprement dites des épaississements du plateau cardinal qui se rencontrent souvent chez les Desmodontes : les bords de la fossette allongée où est logée la partie externe du ligament (*nymphes ligamentaires*) s'épaississent chez les Panopées en forme de bourrelet; chez les Myes c'est le bord du cuilleron qui se relève en crête saillante, enfin chez les Corbules le bord épaissi de ce cuilleron se prolonge en une saillie dentiforme qu'on pourrait prendre pour une dent cardinale, mais toutes les productions en question ne sont

nullement les homologues des dents ordinaires, et il est facile de constater qu'elles sont en regard d'une valve à l'autre, quand elles existent aux deux valves, et dans tous les cas, ne se logent pas dans des fossettes correspondantes.

6° *Isodontes* (fig. 269, E). — M. Fischer a distingué avec raison sous le nom de type *Isodonte*, le type de charnière des Spondyles, des Plicatules et des *Dimyodon*. Le ligament est logé dans une fossette interne (*fl*) par rapport à laquelle les dents et les fossettes cardinales sont symétriques. On trouve à la valve droite, de chaque côté, une forte dent recourbee, puis une fossette; à la valve gauche une fossette, puis une dent recourbée. Le tout forme un engrenage des plus solides.

7° *Dysodontes* (fig. 269, D). — Les Hétéromyaires et les Monomyaires sont caractérisés par une réduction considérable des productions cardinales, réduction pouvant aller jusqu'à l'avortement complet. On n'est pas ici en présence d'un type vraiment distinct de charnière : en effet les formes anciennes de Dysodontes ont des dents bien développées qui paraissent se rattacher au type taxodonte. D'autre part, les Ostréidés, dépourvus de dents à l'état adulte, en ont à un stade reculé du développement et la charnière est alors également du type taxodonte.

Enfin les Pectinidés qui n'ont que des crêtes obtuses rayonnantes, symétriques, non homologues des dents véritables, dépendent du type isodonte. M. Munier-Chalmas a constaté en effet que chez de très jeunes *Pecten* existent de chaque côté du ligament interne deux dents formant un ensemble symétrique.

La réduction et l'avortement des dents est un phénomène qui peut se manifester dans les formes de Lamellibranches les plus éloignées et les plus indépendantes : ainsi, en outre du cas précité des Dysodontes, nous pouvons signaler celui des Unionidés parmi les Hétérodontes, dont le terme extrême est fourni par *Anodonta* où toute espèce de production cardinale fait défaut. La série des termes de passage permet cependant de rattacher sans doute possible ce genre aux Hétérodontes.

Ligament. — Le ligament est l'organe antagoniste des muscles adducteurs; il tend à ouvrir la coquille quand les muscles se relâchent, et d'autre part, quand ceux-ci se contractent il modère leur action et empêche la fermeture trop brusque de la coquille.

Même chez les formes les plus anciennes de Lamellibranches, le ligament est disposé suivant plusieurs types, et il est difficile de décider quelle est la disposition la plus primitive.

1° L'un des cas les plus simples est réalisé chez les *Arcacés.*

Le ligament est une bande brunâtre, mince et large, résistante, inattaquable à l'acide chlorhydrique et à la potasse, appliquée sur chaque valve sur une *aire ligamentaire* triangulaire s'étendant entre le crochet et la ligne cardinale. Cette aire est striée transversalement et obliquement, et chaque fente correspond à un épaississement du ligament rendant son adhérence à la coquille plus intime. Le ligament s'étend sans interruption d'une valve à l'autre, et prend ainsi une forme quadrangulaire. Il figure un angle dièdre dont la charnière est l'arête. Si la coquille se ferme, le dièdre s'ouvre et le ligament est distendu ; il tend ensuite par son élasticité, à ouvrir la coquille quand les muscles cessent d'être contractés (fig. 277).

2° Le genre *Avicula* présente ensuite un cas de transition intéressant. L'aire ligamentaire triangulaire striée tend à se réduire beaucoup dans ce genre et est limitée à la portion antérieure de la charnière. Puis sans s'interrompre le ligament devient brusquement épais, cylindrique, et passe dans une rainure limitée par des lamelles saillantes de la coquille, appelées *nymphes ligamentaires* (fig. 269, D, a).

Cette portion interne du ligament est nacrée, très élastique, incrustée de calcaire, soluble dans la potasse ; on l'appelle ordinairement *cartilage*, fort improprement, car il n'a nullement la structure d'un véritable cartilage ; il est formé de fibres parallèles. Le ligament interne agit par élasticité de pression : il est clair que la contraction des valves tend à le comprimer. Chez la plupart des Aviculidés paléozoïques (*Pterinea, Gosseletia*, etc.), l'aire ligamentaire est externe et striée, elle a la forme d'une bande rectiligne (fig. 281).

Divers Arcacés, tels que *Macrodon*, montrent la transition des Arcacés habituels aux Aviculidés : l'aire ligamentaire est encore triangulaire, mais très allongée et très peu élevée, presque linéaire (fig. 277, D).

3° Chez la plupart des Hétérodontes le ligament est cylindrique allongé, en ligne droite (il est dit alors linéaire), maintenu par des *nymphes ligamentaires* et plus ou moins complètement externe. Il est alors composé de deux couches concentriques : extérieurement, une couche épidermique semblable au ligament externe des Arcacés ; en dedans un axe résistant semblable à la substance dite cartilage. Le ligament s'étend rarement en avant des crochets : presque toujours il commence à partir des crochets et s'étend du côté postérieur. Il est dit alors *opisthodète*. Par opposition on appelle *amphidète* tout ligament qui existe de part et d'autre du crochet, qu'il soit d'ailleurs interne ou externe.

4° Dans tous les cas précédents, le ligament est externe, c'est-à-dire situé en dehors de la ligne de jonction des deux valves. Mais il peut aussi être situé exactement entre les deux valves; il est alors encore visible à l'extérieur. Souvent il est en partie ou entièrement interne; comme nous le verrons tout à l'heure l'étude du développement montre que cette disposition est la plus primitive.

Un cas de transition est fourni par *Solenomya*, qui est un type très archaïque par l'ensemble de son organisation. Le ligament, est linéaire sur une grande étendue, et compris entre les deux valves. Brusquement, en avant du crochet, il passe à l'intérieur des valves en s'élargissant beaucoup; il est maintenu de chaque côté par des lames obliques de la coquille qui n'ont rien de commun avec les dents (fig. 273).

Les Desmodontes montrent aussi toutes les transitions entre les cas où le ligament est externe, linéaire, et ceux où il est réduit à une masse triangulaire logée dans une fossette à l'intérieur des valves. De même dans le groupe des Anisomyaires, on voit chez les Aviculopectinidés une portion du ligament se détacher de la masse externe et passer à l'intérieur sous le crochet. Cette partie interne subsiste seule chez les Pectinacés et les Ostreacés, où le ligament est triangulaire, situé sous le crochet. Il en est de même chez les Nuculacés (1). Il est clair que dans tous ces cas, le ligament agit par élasticité de pression : le fait est facile à vérifier par exemple chez les grands *Pecten* où l'on voit sur l'animal mort, le ligament prendre une forme courbe et écarter fortement les deux valves.

5° Enfin un cas particulier est fourni par certains Anisomyaires (Perninés, Inocéraminés) où le ligament, disposé en une large bande rectiligne, se renfle par places en portions cylindriques, dirigées perpendiculairement à la charnière, et logées dans des fossettes creusées dans l'aire ligamentaire.

Morphologie interne. — Impression palléale. — Le bord du manteau est charnu, pourvu de muscles qui s'attachent à la coquille et peuvent retirer le bord du manteau du dedans. La ligne d'insertion est visible sur la coquille sous forme d'une impression palléale qui va d'une impression musculaire à l'autre en décrivant une courbe sensiblement concentrique au bord de la coquille. Cette impression se confond à son début avec le bord interne des impressions musculaires, sauf chez *Lucina*.

(1) Le développement n'a pas été étudié pour les types dont il s'agit; mais nous rappelons que chez divers Hétérodontes, le ligament est complètement interne avant de passer à l'extérieur. (Munier-Chalmas, 1893.)

Quand le manteau est dépourvu de siphons, l'impression palléale est *continue*, c'est-à-dire ne présente pas d'inflexion. Quand il y a des siphons, ils peuvent ne pas laisser de trace sur la coquille : l'impression palléale est alors continue comme dans le cas précédent. La coquille dans ces deux cas est dite *intégripalléale.*

Si les siphons sont bien développés, leurs muscles rétracteurs laissent en général une empreinte sur la coquille ; l'impression palléale se réfléchit alors vers l'intérieur, du côté postérieur de la coquille. Cette courbe, ou *sinus siphonal*, plus ou moins profondément marquée, caractérise les coquilles *sinupalléales.*

Autres impressions. — D'autres impressions, beaucoup moins constantes, peuvent se voir sur la coquille. Le *pied* s'attache à la coquille par deux muscles, qui laissent chacun une petite impression au-dessus de chacune des impressions des muscles rétracteurs des valves, avec lesquelles elles se confondent souvent. Chez les *Unionidés*, on voit au-dessous du muscle antérieur une impression ovale due à un muscle d'attache du sac viscéral.

Orientation de la coquille. — Nous avons vu que le côté antérieur de l'animal est déterminé par la position de la bouche, le côté postérieur par la position de l'anus. Il nous faut maintenant indiquer comment on peut orienter une coquille quand on n'a pas l'animal.

Ordinairement les crochets sont plus ou moins nettement recourbés en avant. Cependant ils sont dirigés en arrière chez les Nuculacés et les Trigoniacés. Parfois aussi ils sont médians (*Pecten*) et ne peuvent alors servir à l'orientation. Quand le ligament est externe, il est situé en totalité ou en majeure partie en arrière du crochet. Quand il est interne, il n'est d'aucune utilité pour l'orientation, car il peut être médian (Ostréidés, Pectinidés, Spondylidés), ou dirigé en avant (Nuculacés), ou en arrière (Myidés).

Quand il existe un sinus palléal, il permet d'orienter sûrement la coquille, car il est toujours en arrière.

Les Hétéromyaires s'orientent facilement par l'examen des impressions musculaires : c'est le muscle postérieur qui est le plus volumineux ; l'antérieur passe sous le crochet et est peu visible. Chez les Monomyaires le muscle postérieur existe seul : il est plus rapproché du bord postérieur que du bord antérieur.

Structure du test. — La structure du test est très caractéristique chez les Lamellibranches, un fragment de coquille d'un de ces animaux ne peut être confondu avec un fragment provenant d'un Brachiopode. Au maximum de complication, on trouve en

partant de l'épithélium externe du manteau, qui sécrète la coquille :

1° Une couche de *nacre*, formée de lamelles superposées d'aragonite et de conchyoline. Le phénomène des lames minces, qui se produit dans cette couche, produit les irisations bien connues chez les Unionidés, Nuculidés, Trigonidés, Aviculidés, etc.

2° Une couche *fibreuse*, formée de calcite ou prismes accolés par leurs côtés, perpendiculaire à la surface.

3° Un épiderme ou *cuticule*, cornée, souvent très résistante et pouvant présenter des poils ou des barbes : elle est en continuite avec une couche protectrice de même nature qu'on trouve souvent sur les siphons (*Mya*).

La couche nacrée étant formée d'aragonite résiste mal à l'action de l'eau chargée d'acide carbonique, et disparaît souvent dans la fossilisation. Souvent cette couche interne est formée de lames relativement épaisses, qui ne reproduisent pas l'aspect de la nacre ; la coquille est alors porcelainée à l'intérieur.

Développement de la coquille. — La coquille apparaît tout d'abord sous forme d'une mince cuticule qui se dépose dans la glande coquillière située sur la face dorsale de l'embryon. Cette coquille primitive a la forme d'une selle, elle est impaire et correspond à celle qu'on trouve au stade correspondant chez les Gastéropodes. Puis un dépôt de calcaire se fait sur chacun des côtés de cette membrane : la coquille est donc bivalve de très bonne heure. Cette coquille bivalve embryonnaire a été appelée par Jackson *prodissoconque* primitive : elle est l'homologue de la coquille embryonnaire globuleuse des Gastéropodes qui a reçu le nom de *protoconque*. La prodissoconque primitive partout où elle a été observée directement (*Ostrea*, *Anodonta*, *Cardium*, *Montacula*, etc.), est équivalve, à charnière droite, un peu renflée, à crochets non saillants, et montre seulement de fines stries d'accroissements.

A cette phase succède la coquille complète des stades embryonnaires ou *prodissoconque* proprement dite, qui présente des variations assez sensibles d'un groupe à l'autre. Les crochets ont apparu dans toutes les formes, mais leur direction est variable : tandis qu'ils sont opisthogyres, chez les Ostréides, les Pectinides, les Aviculidés, ils sont au contraire prosogyres chez *Cardita*, *Mactra*, *Mytilus*. Or, à l'état adulte, ce n'est guère que chez les Nuculidés et les Trigonidés que l'on rencontre des crochets dirigés en arrière ; toutes les autres formes ont les crochets prosogyres, même s'ils étaient autrement dirigés à l'état embryonnaire (fig. 271).

La structure de cette coquille embryonnaire est très constante : elle est homogène et laminaire, mais non prismatique ; une masse de calcaire est comprise dans une masse amorphe de conchyoline. Presque toujours, la coquille en croissant change brusquement de structure : d'homogène elle devient prismatique, au moins pour la valve droite, si bien que la prodissoconque se sépare nettement de la coquille définitive. Celle-ci se développe aussitôt dans le sens qui doit aboutir à la spécialisation dont il s'agit, ainsi la charnière des Avicules devient droite et un sinus byssal apparaît ; l'Huître se fixe par la valve gauche qui s'aplatit rapidement ; chez les *Perna*, les *Pecten*, etc., apparaît une fossette ligamentaire, triangulaire, etc.

Le fait le plus intéressant de l'histoire de ce stade prodissoconque, découvert par Jackson, consiste en ce que, dans tous les cas l'animal est alors

dimyaire et possède une branchie voisine de celle des Nucules. Dans *Ostrea virginiana*, les stades plus âgés avaient déjà été décrits par Huxley et Ryder : ils correspondent à la coquille prodissoconque primitive, à charnière rectiligne ; le velum est très développé. Il n'y a encore qu'un muscle rétracteur des valves : c'est le muscle antérieur. Plus tard, l'huître déjà pourvue de ses crochets, a deux muscles égaux, avec lesquels la bouche et l'anus ont exactement les mêmes connexions que chez les Lamellibranches normaux. Les branchies consistent en une rangée de huit filaments de chaque côté : elles correspondent à la moitié d'une branchie de Nucule. Vingt-quatre heures plus tard, le muscle antérieur se réduit beaucoup, et la bouche et les organes qui l'entourent évoluent vers la région dorsale. Nous reviendrons plus loin à ce phénomène de rotation des axes.

Jackson, qui a étudié avec soin la prodissoconque dans un grand nombre de formes, a donné à ce stade une signification qui ne nous paraît pouvoir être sérieusement défendue, et qui a d'ailleurs été déjà critiquée par Frech (1) : il déclare que la prodissoconque est l'homologue de la coquille adulte de *Nucula* ou d'un radical nuculoïde, et considère par suite les Nucules comme les formes ancestrales de tous les autres Lamellibran-

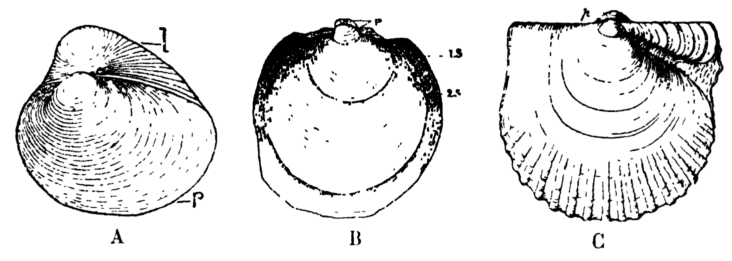


Fig. 271. — A, B, développement d'*Ostrea virginiana* (Actuel). — A, prodissoconque complète ; *r*, valve droite ; *l*, valve gauche. — B, stade plus avancé, 1,3 et 2,5, diamètres en millimètres ; *p*, prodissoconque. — C, *Pecten irradians* (Actuel) montrant les stades lisses et plissés ; *p*, prodissoconque (Jackson).

ches. Or, en examinant de nombreuses coquilles embryonnaires de *Nucula placentina* récoltées dans le sable de Dax, j'ai observé des stades où la coquille était encore dépourvue de dents : mais à cet état, une coquille prodissoconque se voyait distinctement au sommet de la coquille. La coquille adulte de la Nucule ne saurait donc nullement être homologue d'une prodissoconque.

Le développement post-embryonnaire mis en lumière par Jackson dans plusieurs cas, a donné des résultats intéressants pour la phylogénie, qui seront indiqués à propos des groupes dont il s'agit.

Le développement des dents de la coquille est encore presque inconnu. Son étude, commencée aujourd'hui par M Munier-Chalmas, éclairera d'un jour tout nouveau les rapports phylogénétiques, si difficiles à débrouiller, de la classe des Lamellibranches ; ce sera l'objet d'une note à la fin du volume. Dès maintenant nous pouvons indiquer les résultats suivants :

1° Chez les Ostréidés, des dents ont été décrites à la charnière, à l'état embryonnaire, par divers observateurs. M. Munier-Chalmas a constaté chez *O. edulis* que ces dents sont disposées en série suivant le type taxodonte ;

2° Chez les Pectinidés, il existe au début 2 paires de dents obliques, symé-

(1) Frech. Die devonischen Aviculiden Deutschlands, *Abh. der geol. special Karte von Preussen*, 1891.

triques par rapport au ligament qui est, comme chez l'adulte, interne et triangulaire;

3° Chez les Cyrènes, à un stade très jeune, le ligament est interne et triangulaire. De chaque côté existe une longue dent lamellaire. La dent postérieure devient, sans autre modification, la dent latérale postérieure. L'autre se divise par un processus que nous décrirons plus tard avec plus de détail, et donne naissance aux 3 dents cardinales et à la dent latérale antérieure. En même temps le ligament s'accroît du côté postérieur et devient peu à peu externe. Ce mode de développement paraît très général chez les Hétérodontes.

§ 2. — Classification.

Les difficultés considérables que l'on éprouve quand on tente d'établir une classification naturelle des Lamellibranches tiennent à deux causes. D'abord les connaissances acquises sur l'embryogénie du groupe sont trop clairsemées pour être d'un grand secours dans la recherche de la phylogénie. D'autre part, la classe dans son ensemble est d'une homogénéité remarquable; les formes spécialisées y sont peu nombreuses, et les variations anatomiques sont plus faibles que celles qui d'ordinaire permettent d'établir de grandes coupures. C'est ainsi que le système nerveux et l'appareil digestif ne peuvent être utilisés pour la classification.

De plus il est impossible de constater chez les Lamellibranches un parallélisme dans l'évolution des divers organes, comme celui qui nous a permis d'établir chez les Prosobranches des séries continues très naturelles. Ici au contraire l'indépendance de l'évolution des organes se manifeste d'une manière frappante. Il est possible à la vérité d'indiquer dans quel sens se produisent leur perfectionnement ou à leur régression; mais dans les groupes les plus naturels et les mieux définis, on trouvera toujours des formes pour lesquelles un organe déterminé sera en retard ou en avance sur le stade de différenciation réalisé par l'ensemble des autres formes. L'apparition des siphons palléaux, qui est incontestablement un caractère de perfectionnement, se manifeste d'une manière sporadique, indépendante du degré de spécialisation des autres organes; ainsi l'on voit des formes siphonées chez les Nuculidés (*Leda*, etc.), et les Mytilidés (*Dreyssentia*). De même, dans un groupe où le muscle adducteur antérieur a normalement disparu (Monomyaires), ce muscle persiste chez *Dimya* et *Dimyodon*, voisins des Spondylidés.

Chaque auteur d'une nouvelle classification fait observer, avec raison, que toutes les classifications antérieures, fondées sur un seul organe, ne pouvaient s'appliquer rigoureusement, car elles

séparent des types qui réunissent l'ensemble des autres caractères (1).

Voici quels sont les caractères invoqués dans quelques-unes des principales classifications proposées :

1° Présence ou absence de dents cardinales (Martini, 1773).

2° Symétrie ou asymétrie du corps (Bruguière, 1792).

3° Ouvertures du manteau (Cuvier, 1817. Latreille, 1815. Sharp, 1889).

4° Muscles adducteurs (Lamarck, 1807. Bronn, 1849, etc. Stoliczka, 1870).

5° Siphons (Flemming, 1829. Wodward, 1865. Sharp, 1889).

6° Structure de la charnière et du ligament (Neumayr, 1883-1891. Dall, Gioli, 1889. Grobben, 1892).

7° Nombre des branchies : présence ou absence d'appendices branchiaux (Fischer, 1886).

8° Degré de différenciation des branchies (Pelseneer, Ménegaux, 1889-1891. Grobben, 1892).

On peut dire que toutes les classifications proposées dans ces dernières années se ramènent à deux types.

1° Celles des zoologistes sont actuellement fondées en général sur les caractères des branchies. C'est M. Fischer qui a très justement montré l'importance de cet organe chez des animaux peu mobiles, traversés constamment par un courant d'eau que la branchie doit en quelque sorte filtrer. D'ailleurs, les branchies présentent des variations étendues, qui, vu l'absence de caractères à tirer du système nerveux et de l'appareil digestif, doivent être prises en sérieuse considération. Malheureusement M. Fischer, adoptant l'idée alors répandue universellement, pensait que la plupart des Acéphales avaient deux branchies de chaque côté, et il n'a pas pu établir exactement la valeur morphologique de ces organes et de leurs parties constitutives.

Ménégaux et Pelseneer ont montré simultanément que les Acéphales ont tous une branchie de chaque côté, comme les Gastéropodes inférieurs ; ils ont établi, d'une manière concordante, les divers stades de perfectionnement de cet organe. Pelseneer a montré de plus que, si l'on établit pour chaque organe le sens de l'évolution progressive ou régressive, la série déterminée par l'évolution de la branchie concorde avec celle que l'on obtiendrait en considérant l'ensemble de tous les autres organes, abstraction faite des exceptions particulières. Donc,

(1) Voir en particulier, à ce sujet, Fischer, Pelseneer, Neumayr, Dall, Gioli, etc.

pour Pelseneer, la branchie est l'organe qui fournit le critérium de l'évolution phylogénétique.

L'une ou l'autre des classifications de Pelseneer et de Ménégaux marque un progrès sensible sur toutes les classifications zoologiques antérieures. Elles présentent le défaut commun de nier complètement l'importance de la charnière, qui présente au contraire, à notre avis, une importance sensiblement égale à celle de la branchie.

2° Les paléontologistes paraissent accepter, au moins dans ses grandes lignes, la classification de Neumayr fondée sur la charnière : nous avons indiqué plus haut quels sont les types de charnière distingués par Neumayr. Chacun d'eux, pour l'auteur, correspond à un ordre distinct.

Il nous paraît possible de combiner les deux méthodes d'une manière simple, et de déterminer ainsi des groupes plus restreints, mais aussi plus naturels et plus homogènes que ceux qu'on obtiendrait par la considération des branchies ou de la charnière prises isolément. Cet essai a été réalisé tout récemment par Grobben (1). Cet auteur divise les Lamellibranches en trois sous-classes : Protobranches, Desmodontes, Ambonodontes. Ce dernier groupe, le plus étendu, se subdivise en quatre ordres : Eutaxodontes (Arcidés), Hétérodontes, Schizodontes, Anisomyaires. Cette classification nous paraît avoir le défaut de réunir dans une même sous-classe (Ambonodontes) des formes très dissemblables, et de séparer les Desmodontes des Hétérodontes qui ont une organisation très analogue. Les Lamellibranches nous semblent devoir être divisés immédiatement en un nombre assez considérable d'ordres définis par des caractères nombreux, tirés de la charnière, de la branchie et des muscles.

1er Ordre. — PALÉOCONQUES (*CRYPTODONTES, PROTOBRANCHES pro parte*) (2).

Lamellibranches à coquille mince, où les deux impressions musculaires, égales, et la ligne palléale, entière, sont très peu marquees. Ligament en général exclusivement externe. Charnière dépourvue de

(1) Zool. Anzeiger, 1892, n° 403.

(2) Neumayr, Zur Morphologie des Bivalvenschlosses, *Sitzb. K. Akad. Wiss. Wien*, LXXXVIII, 1883. — Neumayr, *Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien*, LVIII, 1891 (Ouvrage posthume, publié par Suess). — Conrath, Ueber einige Pelecypoden. *Sitzb. K. Akad, Wiss. Wien*, t. XCVI, 1887. — Hall, *Pal. of New-York*, V, Lamellibranchiata. — Barrande, *Syst. Sil. Bohême*, vol. VI ; 437 pl.

dents proprement dites, présentant parfois des plissements intéressant toute l'épaisseur de la coquille. — Groupe provisoire.

L'ordre des Paléoconques ou Cryptodontes, fondé par Neumayr, ne peut être considéré que comme un groupe provisoire, car beaucoup des formes qu'il renferme sont imparfaitement connues : la charnière et les impressions musculaires n'ont pas été observées dans un assez grand nombre de cas. Même abstraction faite de ces formes douteuses, le groupement est fondé principalement sur des caractères négatifs, dont le plus important est l'absence de plateau cardinal, et par suite de dents proprement dites, considérées comme des épaississements de la face interne de la coquille. Dans plusieurs genres, on a pu constater que la charnière est lisse, sans aucun plissement. Dans d'autres cas, il existe dans le voisinage du crochet des indentations du bord de la coquille, se correspondant en alternance d'une valve à l'autre, et remplissant par suite le même rôle que les dents véritables. Mais ici ce sont des plis qui intéressent toute l'épaisseur de la coquille, et ne sont pas portés par un épaississement cardinal. Le plus souvent ces indentations sont la continuation des côtes radiales qui ornent la coquille, et se prolongent presque sous le crochet (fig. 268, A). Elles peuvent se comparer aux crénelures qui existent au bord ventral de la coquille de certains *Cardium* et s'engrènent également d'une valve à l'autre.

Il existe plusieurs genres de Lamellibranches, plus récents que les Paléoconques, où le bord cardinal est aussi dépourvu de dents (*Modiolarca*, *Anodonta*, *Ostrea*). Si de telles formes étaient rencontrées dans les terrains paléozoïques, on les rapporterait sûrement aux Paléoconques, mais dans le cas dont il s'agit, des termes de passage montrent que ces formes proviennent d'autres qui sont pourvues de dents bien développées, et qu'on est en présence d'un fait de réduction qui peut se manifester dans des groupes distincts. L'absence de toute dent à la charnière chez les Paléoconques, peut au contraire être considérée comme un caractère primitif, et marque une absence de spécialisation (Neumayr). Nous allons voir d'ailleurs qu'il est parfois difficile d'établir cette distinction.

Un seul genre actuellement vivant est compris par Neumayr dans la liste des Paléoconques, et encore avec un point de doute. C'est *Solenomya* Lk., représenté dans les mers actuelles par un petit nombre d'espèces. Les affinités de ce genre avec les autres Lamellibranches ont été des plus discutées; mais la description anatomique tout récemment donnée par Pelseneer (1) vient jeter un jour nouveau sur la question. Les caractères des organes sont très primitifs et se rapprochent beaucoup de ceux des Nuculidés. Ainsi les ganglions cérébroïdes et palléaux sont distincts et réunis par des connectifs spéciaux aux ganglions pédieux, comme chez les Gastéropodes. Les deux branchies sont simples, bipectinées; le pied a une sole ventrale, bordée de tentacules et sert à la reptation. Les reins sont de simples sacs glandulaires, sans communication entre eux, et reçoivent les conduits génitaux. Enfin dans cet animal est réalisé le cas le plus simple de la formation d'un siphon palléal : les deux lobes du manteau sont soudés sur une grande étendue : ils laissent en arrière un orifice en forme de cheminée, qui seul est à la fois afférent et efférent, tandis que chez tous les autres Lamellibranches siphonés, existe un orifice afférent et un autre efférent. Toutefois, d'après Pelseneer, *Solenomya* serait un peu plus spécialisé que *Nucula*, car dans ce dernier genre le cœur est dorsal au rectum, au lieu d'être traversé par lui, et les bords du manteau sont libres et lisses.

On voit donc qu'il est légitime de considérer *Solenomya* comme un type très archaïque; et l'hypothèse qui consiste à considérer ce genre comme

(1) Pelseneer, Contributions à l'Étude des Lamellibranches. *Archives de biologie*, 1891.

un descendant peu modifié des anciens Paléoconques, quoique non susceptible de démonstration directe, nous paraît avoir reçu des études anatomiques une confirmation intéressante.

Neumayr a divisé les Paléoconques en 10 familles, mais il a montré en même temps qu'il existait des relations entre plusieurs de ces familles. On peut donc envisager des séries assez homogènes, et bien distinctes les unes des autres.

1re Série. — Coquille très inéquivalve. Les crochets des deux valves, fortement contournées, ne sont pas en regard. La char-

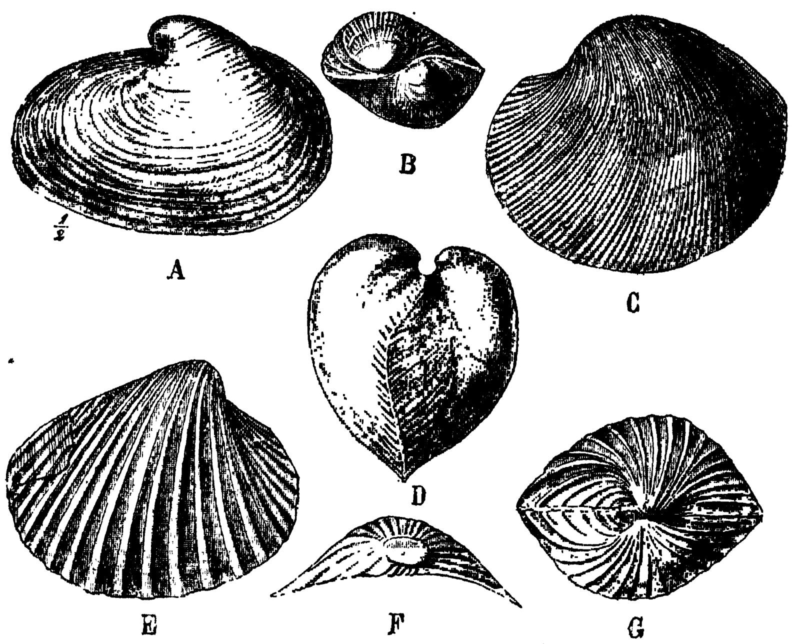


Fig. 272. — Paléoconques du Silurien supérieur de Bohême (E^2). — A, *Vlasta bohemica* Barr. — B, *Vlasta pulchra* Barr. — C, D, *Antipleura bohemica* Barr. — E, F, G, *Præcardium fidens* Barr. (Barrande).

nière présente fréquemment des indentations. Les ornements sont des côtes concentriques chez les Vlastidés (*Vlasta* Barr., *Dux* Barr.) (fig. 272, A, B), et des côtes rayonnantes chez les Antipleuridés (*Antipleura* Barr., *Dualina* Barr., *Dalila* Barr. (1) (fig. 272, C, D).

(1) Neumayr définit en outre les familles des Vlastidés par le fait que les deux valves laisseraient sous le crochet un espace ouvert et ne s'adapteraient pas exactement dans la région cardinale. Ce fait serait exceptionnel chez les Lamellibranches. Mais Neumayr ne semble pas avoir remarqué des figures de Barrande (pl. 9, fig. 1 à 6) où est représenté l'*unique* individu de *Vlasta* où les deux valves ont été trouvées en connexion. Elles s'ajustent exactement, et les deux crochets ne sont pas en regard (fig. 272, B).

Ces genres proviennent du Silurien de Bohême. Ils ont extérieurement l'aspect de divers Desmodontes, comme *Thracia*, *Ceromya*, etc.

2e Série.— Les PRÆCARDIIDÉS ont au contraire les deux valves égales et les crochets symétriques. La coquille, très renflée, est ornée de fortes côtes radiales, déterminant souvent une indentation du bord cardinal (fig. 268, B, C). Les divers genres de cette famille (*Præcardium* Barr., *Pleurodonta* Conrath, etc. (fig. 272, A et B), ressemblent à des Cardiidés et sont très voisins les uns des autres.

Quelques formes de Præcardiidés ont une aréa cardinale plus ou moins développée, et ressemblent à des *Arca*. Il existe à cet égard des transitions amenant à famille des CARDIOLIDÉS, dont le type, *Cardiola* Brod., est pourvu d'une large aire triangulaire, striée, servant évidemment à l'insertion du ligament comme chez les Arcacés. La charnière est dépourvue de dents. Ce genre présente à la fois des côtes concentriques et rayonnantes, mais les côtes concentriques s'interrompent vers le bord de la coquille, à une distance plus ou moins grande du sommet. Très répandu dans le Silurien et le Dévonien inférieur.

3e Série. — Formes équivalves, très inéquilatérales, allongées transversalement, ressemblant beaucoup aux Desmodontes tels que les Pholadomyidés. Crochets situés très en avant, prosogyres.

La famille des PROTOMYIDÉS comprend une quinzaine de genres très répandus dans le Dévonien et le Carbonifère. La coquille est arrondie à ses extrémités, et lisse ou bien ornée de stries ou de rides concentriques. Elle rappelle celle des *Pleuromya*, *Panopæa*, *Gresslya*, dont elle se distingue par l'absence de sinus palléal et de cuilleron pour l'insertion du ligament.

C'est à ce groupe qu'appartient *Solenomya* Lk. (fig. 273, C,D) le seul représentant vivant des Palæoconques ; ce genre est déjà représenté du Dévonien au Permien par une forme très voisine, un peu inéquivalve, *Janeia* King, et se retrouve dans le Crétacé et le Tertiaire.

Chez *Solenomya*, le ligament est très long et situé exactement entre les bords des valves, sans nymphe ligamentaire, mais son extrémité postérieure, au-dessous des crochets, s'élargit et devient tout à fait interne : cette portion est protégée à chaque valve par une lamelle oblique. Crochets postérieurs, non saillants (fig. 273, C).

Une autre famille (SOLÉNOPSIDÉS), renferme les formes à bords parallèles et à extrémité tronquée. Une ride, un sillon ou une

carène s'étend du crochet vers le bord postérieur (*Orthonota* Conrad (fig. 273, B), *Palæosolen* Hall).

Chez les GRAMMYSIIDÉS, cette disposition s'exagère et du sommet partent plusieurs sillons ou rides se dirigeant en arrière : *Grammysia* de Verneuil, très répandu dans le Dévonien (*G. bisulcata* Conr. = *G. Hamiltonensis* de Vern., fig 273, E).

4e Série. — Les POSIDONOMYIDÉS et les DAONELLIDÉS rappellent ellement par leur forme extérieure certains types d'Aviculacés,

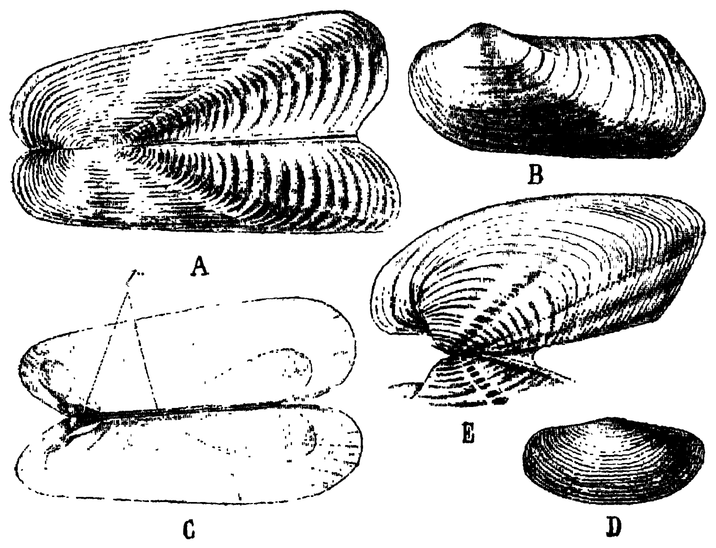


Fig. 273. — Paléoconques. — A, *Orthonata undulata* Conr. (CONRAD). — B *Palæanatina solenonoides* Hall (HALL). — C, *Solenomya mediterranea* Lk. (d'après nature), — D, *Solenomya* (*Janeia*) *vetusta* Meek (KING). — E, *Grammysia bisulcata* Conr. (HALL). — *l*, ligament.
A, B, D, E, Dévonien ; E, Actuel.

que la plupart des auteurs les rapportent à cet ordre. Le doute est permis en l'absence de tout renseignement sur les impressions musculaires dans ces familles. La coquille est équivalve, très inéquilatérale; le bord rectiligne dépourvu de dents, les crochets non saillants.

La charnière des POSIDONOMYIDÉS est courte, la coquille allongée obliquement, à bords arrondis, ornée de larges plis concentriques. Elle rappelle extérieurement celle de certains Inocerames. *Posidonomya* Bronn joue un grand rôle à diverses époques. *P. Becheri* Bronn (fig. 274), *P.* (*Steinmannia*) *Bronni* Goldf. et *P. alpina* Gras, sont des fossiles caractéristiques respectivement

du Carbonifère inférieur (facies du Culm), du Toarcien inférieur et du Bathonien supérieur des Alpes. Il est parfois difficile de distinguer les Posidonomyes des Crustacés Phyllopodes du genre

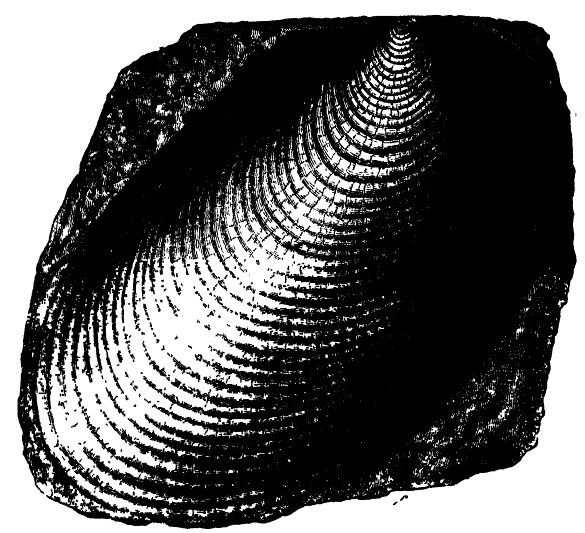


Fig. 274. — *Posidonomya Becheri* Bronn. Calcaire carbonifère (Culm) (NEUMAYR).

Estheria, qui, toutefois, sont en général beaucoup plus petits. La structure du test, quand il est bien conservé, permet de faire la distinction.

Les DAONELLIDÉS (1) ont la charnière longue et la coquille ornee de côtes radiales. *Daonella* Mojs. et *Halobia* Bronn sont des fossiles très importants du facies pélagique du Trias. On les rencontre dans les Alpes, les Carpathes, la Bosnie, l'Asie Mineure, l'Himalaya, le Japon, l'Amérique Septentrionale, le Spitzberg, la Sicile, etc. *D. Lommeli* Wism. (fig. 275), caractérise l'étage norien et *H. rugosa* Gm. l'étage carnien. Les deux genres se distinguent en ce que chez *Halobia* un sillon radial délimite à la partie antérieure

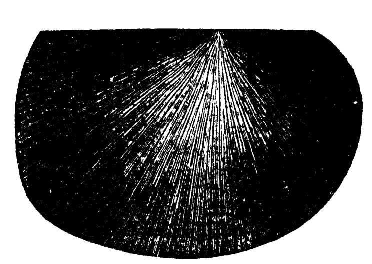


Fig. 275. — *Daonella Lommeli* Wism. Norien, Wengen (Tyrol). Valve droite, l'avant à droite (MOJSISOVICZ).

(1) Mojsisovicz, *Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien.*, 1874. — *Mém. Acad. Saint-Pétersbourg*, 1886.

de la région cardinale une oreillette triangulaire, convexe.

Chez *Monotis* Bronn, il existe aussi une oreillette, mais du côté postérieur; le crochet est un peu saillant. Coquille ornée de côtes radiales et de fines stries concentriques.

Des relations de parenté existent probablement entre les 4 genres de ces deux familles et établissent l'homogénéité du groupe. Ainsi les jeunes *Daonella* ont des plis concentriques et ne se distinguent pas des *Posidonomya* du même âge. D'autre part l'espèce la plus ancienne de *Halobia* (*H. rarestriata*) a une oreillette à peine marquée. Le groupe entier dériverait de *Posidonomya* qui apparaît dès l'Ordovicien.

Neumayr a montré que, malgré les apparences extérieures, les affinités du groupe entier ne doivent pas être cherchées dans les Aviculacés. C'est seulement en effet chez les formes les plus récentes que l'on peut constater une analogie avec *Pseudomonotis* et *Avicula* qui se distinguent d'ailleurs toujours par l'existence d'un sinus byssal. Les Posidonomyes du Silurien sont très différentes des Aviculidés de la même époque.

2e Ordre. — TAXODONTES FOLIOBRANCHES (*NUCULACÉS*).

Formes homomyaires siphonées ou asiphonées. Branchies bipectinées, semblables à celles des Gastéropodes Diotocardes. Cœur non traversé par le rectum. Pied grand, présentant une surface aplatie en forme de sole. Pas de byssus.

Coquille taxodonte équivalve. Ligament interne.

Les dents des Nuculacés sont petites, subégales et forment deux lignes divergentes à partir du sommet. Le ligament est en général logé dans une fossette triangulaire sous le crochet. Formes marines.

1re FAMILLE. — NUCULIDÉS.

Pas de siphons Coquille nacrée, se fermant complètement.

Nucula Lk. (fig., 276, A) a une forme subtriangulaire, arrondie, bombée. Très répandu du Silurien à l'époque actuelle.

Palæoneilo Hall (fig. 276, F) en diffère par l'absence de fossette ligamentaire interne. Dévonien de l'Amérique du Nord.

2e FAMILLE. — LÉDIDÉS.

Il existe des siphons, qui parfois déterminent sur la coquille un sinus palléal. La coquille n'est pas nacrée. Sa forme est plus allongée, plus anguleuse que chez *Nucula*. Elle est bâillante à ses deux extrémités chez *Leda* et *Malletia*, et faiblement bâillante en avant chez *Yoldia*. *Leda* et *Yoldia* ont une fossette ligamentaire interne, qui manque chez *Yoldia* où le ligament est entièrement externe.

Malletia des Moul. (fig. 276, D), a une forme ovale, et la ligne cardinale est presque droite (Tertiaire, Actuel). Chez *Yoldia* Moll.

(fig. 276, C), le bord postérieur s'allonge (Silurien-Tertiaire, Actuel) et enfin chez *Leda* Schum. (fig. 276, B), le bord postérieur forme un rosta allongé (Silurien-Actuel).

Portlandia Morch. (fig. 376, E) est une forme curieuse, qua-

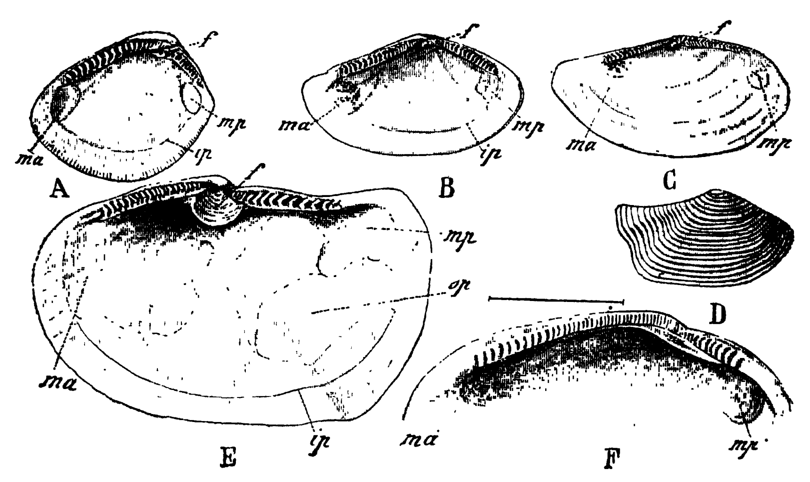


Fig. 276. — Nuculidés et Lédidés. — A, *Nucula placentina* Lk. Tortonien. — B, *Leda Deshayesi* Duch. Tortonien. — C, *Yoldia arctica* Sow. (Quaternaire, Actuel). — D, *Malletia ornata* Sow. Miocène (?) Patagonie. — E, *Portlandia thraciæformis* Storer, Quaternaire, Actuel. — F, *Palæoneilo constricta* Conr. Dévonien de New-York.

f, fossette ligamentaire; *ma*, *mp*, impressions musculaires antérieure et postérieure; *sp*, sinus palléal; *p*, impression palléale.

A, B, C, E, d'après nature; D, Woodward; F, Hall.

ternaire et actuelle, de l'Amérique du Nord, qui ressemble beaucoup à une Mye : le sinus palléal est excessivement marqué, et le ligament est porté sur une sorte de cuilleron saillant.

3e Ordre. — TAXODONTES FILIBRANCHES (*ARCACÉS*).

Formes homomyaires, asiphonées. Branchies formées de lamelles très longues, réfléchies à leur point de départ et libres entre elles. Pied grand, non aplati en sole ventrale, généralement pourvu d'un byssus.

Coquille équivalve, avec crochets très développés, et une large aire ligamentaire triangulaire. Dents en général semblables, croissant du milieu vers les bords.

Formes marines, sauf de rares exceptions.

La forme du bord cardinal permet de distinguer deux familles entre lesquelles existent des termes de passage.

1re FAMILLE. — ARCIDÉS (1).

Coquille allongée, subquadrangulaire. Ligne cardinale droite.

Le cœur des Arches est divisé en deux moitiés très éloignées l'une de l'autre ; de chaque côté existe une oreillette et un ventricule, et dans l'intervalle passent le rectum et les muscles rétracteurs du byssus. Dans l'intérieur même du genre *Arca*, la réduction de ces muscles a pour conséquence le rapprochement des deux prétendus cœurs, et leur fusion autour du rectum (Ménégaux).

Arca Lk. (fig. 277, A,B,C). Dents cardinales petites, très nom-

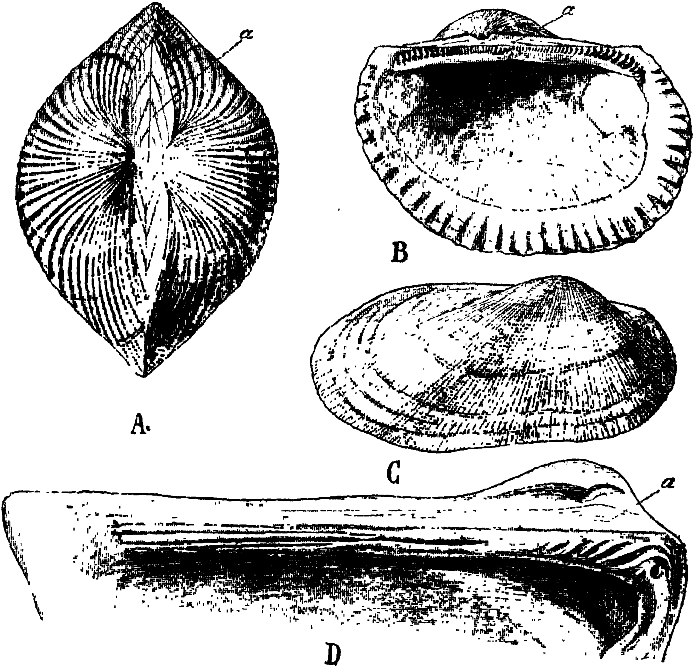


Fig. 277. — Arcidés — A,B *Arca diluvii* Lk. Pliocène, Palerme. — A, coquille fermée, vue par la région cardinale. — B, valve droite. — C, *Arca barbatula* Lk. Lutétien, Grignon, valve droite (d'après nature). — D, *Macrodon hirsonensis* Lyc. Bathonien, valve gauche (Lycett) ; *a*, aire ligamentaire.

breuses, subparallèles. Ce genre est très répandu depuis l'Ordovicien. Quelques formes (*Scaphula* Benson) vivent actuellement dans les eaux douces dans l'Inde.

Chez *Cucullæa* Lk. (fig. 278), la coquille est plus large, rhom-

(1) Lobley, On Palæoz Arcidæ. *Proc. Geol. Assoc.*, 1888.

boïdale. Les dents cardinales ne sont plus semblables : celles du

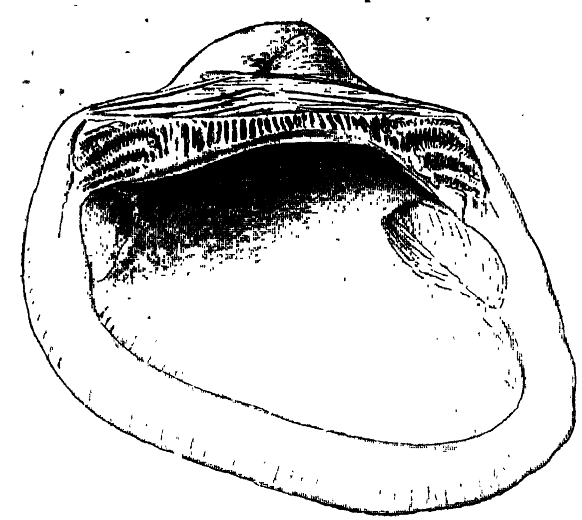


Fig. 278. — *Cucullæa crassatina* Lk. Suessonien, Bracheux (d'après nature).

centre sont presque perpendiculaires au bord du plateau cardinal ; les autres sont grandes et très obliques. L'impression mus-

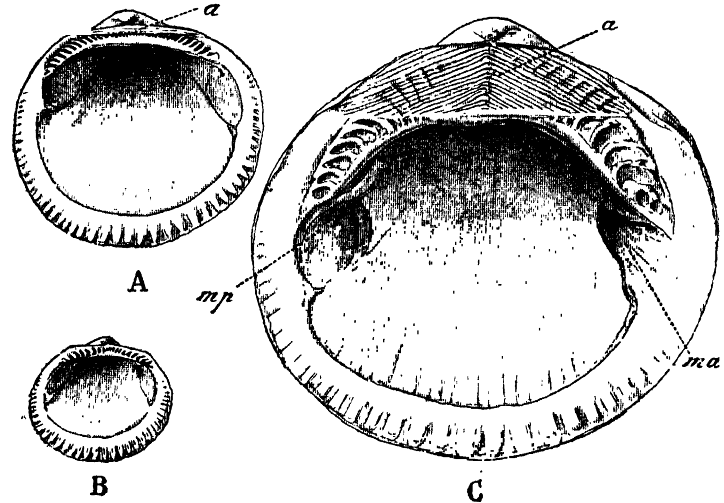


Fig. 279. — Pectunculidés. — A, *Pectunculus pulvinatus* Lk. (Lutétien, Grignon). — B, *P. pilosus* L. (jeune), Langhien, Saucats. — C, *P. crassus* Lä. Tongrien, Jeures ; *a*, aire ligamentaire ; *ma*, muscle antérieur ; *mp*, muscle postérieur (d'après nature).

culaire postérieure est limitée en avant par une crête. (Dévonien-Actuel.)

Macrodon Lyc. (fig. 277 D), fait la transition entre les Arches et les Cucullées : il existe en effet en avant de nombreuses petites dents transverses, obliques et en arrière de grandes dents parallèles au bord cardinal (Carbonifère-Crétacé, une espèce actuelle abyssale).

2e FAMILLE. — PECTUNCULIDÉS.

Coquille subcirculaire : le bord du plateau cardinal est arqué, au moins sur ses bords. Les dents cardinales, chez le jeune, forment une série continue, elles sont transverses vers le centre et deviennent fortement obliques aux deux extrémités de la charnière. Les dents centrales s'oblitèrent et s'effacent chez les individus âgés. Ces caractères sont ceux du grand genre *Pectunculus* Lk., très répandu depuis le Crétacé.

Limopsis Sassi (*Pectunculina* d'Orb.), est remarquable par la présence d'une fossette triangulaire au milieu de l'aire ligamentaire (Trias-Actuel).

Trigonoarca Conr. (Crétacé), est intermédiaire entre *Cucullæa* et *Pectunculus*.

4e Ordre. — ANISOMYAIRES (1).

Formes à muscles adducteurs très inégaux (*Hétéromyaires*) *ou bien dans lesquelles le muscle antérieur a complètement disparu à l'état adulte* (*Monomyaires*). *Pas de siphons. Charnière Dysodonte ou Isodonte.*

Branchies lisses ou plissées formées de filaments libres ou incomplètement soudés ne formant pas une véritable lamelle (2). (*Filibranches* pro parte).

1er SOUS-ORDRE. — AVICULACÉS (*HÉTÉROMYAIRES*).

Coquille équivalve ou faiblement inéquivalve, très inéquilatérale, nacrée. Muscle antérieur reporté sous la charnière, manquant parfois. Formes marines.

(1) Jackson, *Mem. Bost. Soc. Nat. Hist.*, 1890. — Frech, *Abhandl. geol. Specialkarte von Preussen*, 1891. — Frech, *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.* 1888. — Hall, Neumayr, *loc. cit.*

(2) Pour ce groupe, nous nous séparons complètement de l'opinion de Pelseneer, qui, en envisageant d'une manière exclusive les variations de la branchie, d'ailleurs graduelles et peu étendues, a été amené à proposer une classification et un arbre généalogique en contradiction avec les données de la paléontologie et de l'embryogénie (*loc. cit.*, p. 275, etc.).

1re FAMILLE. — AVICULIDÉS.

Ligne cardinale droite; la coquille se prolonge en général dans la région cardinale en deux ailes inégales; l'aile antérieure de la valve droite est échancrée par un sinus byssal. Charnière droite, dépourvue de dents ou bien présentant des dents assez faibles, allongées. Ligament externe ou interne, parfois divisé en segments contenus dans des fossettes distinctes allongées perpendiculairement au bord cardinal.

La diagnose de la famille des Aviculidés est, comme on le voit, assez vague : cela tient à ce que les formes très nombreuses qu'on lui rapporte présentent de grandes différences entre leurs termes extrêmes, qui sont reliés d'ailleurs par des transitions très graduelles. Ce fait est vrai surtout pour les formes paléozoïques d'Aviculidés, dont beaucoup ont le caractère de types synthétiques encore peu différenciés.

1re SOUS-FAMILLE. — PTÉRINÉIDÉS.

Coquille inéquivalve (valve gauche plus fortement bombée), charnière pourvue de dents très nettes, en série ou bien divisées

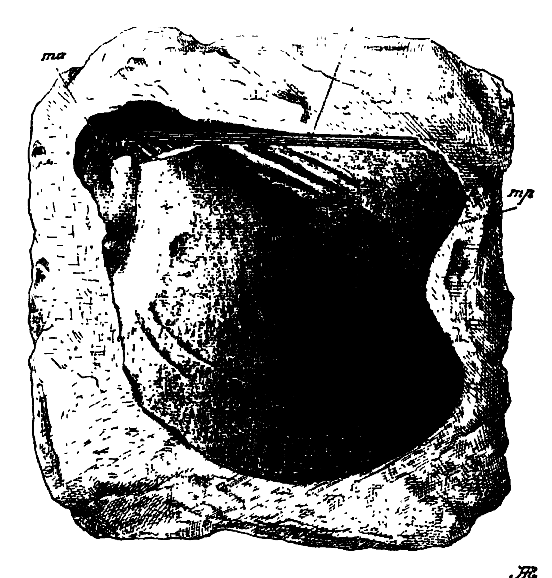


Fig. 280. — *Pterinea lævis* Goldf. Coblentzien, Nassau (Frech). — *ma*, *mp*, impressions musculaires antérieure et postérieure. — *l*, aire ligamentaire.

en dents cardinales divergentes, sous le crochet, et en dents latérales lamellaires, très obliques. Large aire ligamentaire

rectiligne, parallèle au bord cardinal, striée longitudinalement. Crochet prosogyre.

Pterinea Golfd. Oreillette antérieure plus courte que la postérieure (fig. 280).

Ce genre a joué un grand rôle du Silurien au Carbonifère : il comprend un grand nombre des espèces paléozoïques rapportées autrefois aux *Avicula*.

Dans plusieurs espèces, l'impression musculaire antérieure est très développée, quoique plus petite que la postérieure. Ce fait, joint à la présence de dents parfois assez nombreuses, a amené divers auteurs, entre autres Neumayr, à envisager *Pterinea* comme la forme ancestrale des Aviculacés et par suite des Hétéromyaires en général. En effet, au point de vue morphologique, le moins éloigné des Dimyaires Taxodontes, *Macrodon*, avec son aire surbaissée, presque linéaire, fait à cet égard la transition. Toutefois la filiation de ces divers types n'est guère démontrée jusqu'ici par l'ordre d'apparition. D'une part, en effet *Macrodon* n'est connu avec certitude qu'à partir du Jurassique, quoique, suivant Zittel, beaucoup de prétendues *Arca* paléozoïques soient des *Macrodon*. D'autre part *Pterinea* semble, dans l'état actuel de nos connaissances, plus récent qu'*Avicula* qui est bien plus éloigné des Taxodontes. Les *Pterinea* du Silurien sont douteux et les espèces dont les charnières sont connues datent du Dévonien.

Actinodesma Sandb. (Dévonien inférieur) est remarquable par la longueur extrême de la charnière qui porte des ailes très développées. Nombreuses dents divergentes. Aire ligamentaire striée.

2e SOUS-FAMILLE. — AVICULINÉS.

Coquille à peu près équivalve. Dents nulles ou très faiblement développées. Ailes distinctes, l'antérieure parfois rudimentaire.

Avicula Kl. Au sens strict, le genre *Avicula* comprend des formes à long bord cardinal, à aile antérieure courte et à aile postérieure très longue. Dans quelques formes une dent cardinale et une dent latérale obtuses sont encore visibles. Le muscle antérieur se trouve, peu développé, chez quelques formes paléozoïques ; il disparaît à partir du Trias. Le ligament est logé en partie dans une longue fossette interne, en arrière du crochet, et en partie dans une aire externe striée (fig. 269, D).

Avicula est très répandu depuis le Silurien. *Avicula contorta* est un fossile constant, formant de véritables lumachelles à la base du Rhétien (fig. 281, F).

Le sous-genre *Meleagrina* Lk., fossile depuis le Jurassique supérieur, diffère d'*Avicula* par sa forme plus aplatie et plus orbiculaire. *M. margaritifera* est l'huître perlière pêchée activement sur les côtes de l'Inde.

Pteronites M'Coy (Dévonien-Carbonifère) présente une dent cardinale et deux lamelles latérales postérieures. Cette forme est liée par des transitions à *Avicula* et *Aviculopinna*, elle relie ainsi les Aviculidés aux Pinnidés.

Pseudomonotis Beyr. (Carbonifère-Jurassique) a une forme orbiculaire ; l'aile antérieure est réduite. Ce genre ressemble beaucoup à *Monotis* que nous avons laissé, d'après Neumayr, dans les Paléoconques. Il en diffère par son crochet saillant et par l'existence d'une petite dent cardinale. *Pseudomonotis* joue un grand rôle dans le facies pélagique du Trias : *P. ochotica* est

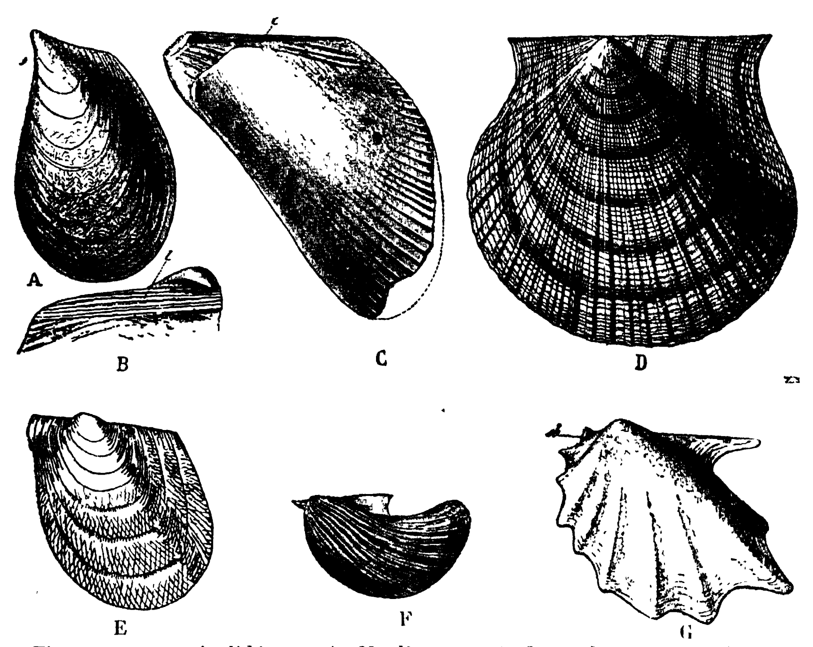


Fig. 281. — Aviculidés. — A, *Myalina armata* Röm. Dév. sup. — B, *M. confraterna* Barr. Dév. inf. — C, *Gosseletia truncata* Röm. Dév. inf. (Frech). — D, *Aviculopecten Neptuni* Goldf. Dév. sup. (Goldfuss). — E, *Avicula* (*Rhombopteria*) *mira* Barr. Dévon. inf. — F, *Avicula contorta* Portl. Rhétien (échantillon communiqué par M. Pellat). — G, *Avicula costata* Sow. Bathonien, Luc (collect. paléont. du Muséum).

répandu dans une vaste ceinture tout autour du globe. Ces couches correspondent aux couches à *Halobia* et *Daonella* du Trias alpin.

3e SOUS-FAMILLE. — AMBONYCHIINÉS.

Coquille subquadrangulaire, le crochet est reporté tout à fait en avant. Les autres caractères rappellent les Ptérinéinés : l'aire ligamentaire est large, rectiligne ; il existe deux dents cardinales et plusieurs crêtes latérales.

Ambonychia Hall (Silurien) ne présente pas d'impression musculaire antérieure. *Gosseletia* Barrois qui lui succède dans le

Dévonien, a une impression musculaire antérieure distincte. Cette forme, représentée par de nombreuses espèces dont on a suivi l'évolution, ne diffère de *Pterinea* que par l'absence d'aile antérieure fig. 281, C).

4e SOUS-FAMILLE. — MYALININÉS.

Coquille presque équivalve, sans aile antérieure, à aile postérieure non délimitée. Elle ressemblait tantôt à celles d'*Ambonychia* et de *Pterinea*, tantôt à celle des Mytilidés avec lesquels on les confond généralement. Comme eux ils ont aussi une charnière dépourvue de dents. Mais il existe une aire ligamentaire haute, striée, qui prouve la parenté avec les Aviculidés. Il est probable qu'on est en présence d'une forme de passage.

Myalina de Kon. Silurien supérieur — Carbonifère (fig. 281, A).

5e SOUS-FAMILLE. — AVICULOPECTININÉS.

Forme extérieure presque identique à celle de divers *Pecten*, rappelant plus rarement celle des Avicules. Du crochet, plus saillant, partent des côtes rayonnantes. Pas de dents (fig. 281, D).

Aviculopecten M'Coy est très répandu en Amérique et très rare en Europe. C'est probablement un type de transition entre les Aviculinés et les Pectinidés, et, d'après la forme extérieure, on le placerait dans cette dernière famille : mais il existe une large aire ligamentaire striée. Dans les sous-genres *Pterinopecten* Hall et *Orbipecten* Hall existe un sinus byssal profond à la valve droite.

Chez *Crenipecten* Hall nous voyons pour la première fois l'aire ligamentaire se creuser en fossettes parallèles, caractère qui va se retrouver constamment dans les sous-familles suivantes.

6e SOUS-FAMILLE. — INOCÉRAMINÉS.

Aire ligamentaire creusée de fossettes distinctes, perpendiculaires au bord cardinal et où sont logés des épaissements du ligament.

Jackson a étudié le développement du ligament multiple chez *Perna ephippium*. A un stade très reculé, qui fait suite au stade prodissoconque, il existe une fossette ligamentaire simple, triangulaire, partant du crochet, et l'une des valves a deux dents et l'autre une seule. Puis l'aire ligamentaire s'élargit tandis que les ailes s'allongent. D'autres fossettes ligamentaires apparaissent, indépendamment les unes des autres, et sont d'abord triangulaires, puis prennent des bords parallèles, et perpendiculaires à la charnière. Les dents s'effacent graduellement.

Pernopecten Winch., type intéressant du Carbonifère, malheureusement non figuré, semble présenter justement l'un des premiers stades de *Perna* : il existe une fossette triangulaire centrale, et des sillons plus petits.

Le plus ancien des Inocéraminés semble être *Bakewellia* King du Permien, qui a conservé bien des caractères archaïques. La coquille aviculoïde, présente des dents antérieures et postérieures et un sinus byssal. L'impression musculaire antérieure est distincte. Il existe 2 à 5 fossettes ligamentaires.

A partir du Trias les Inocéraminés sont représentés par des genres très importants, à longue aire cardinale, divisée en

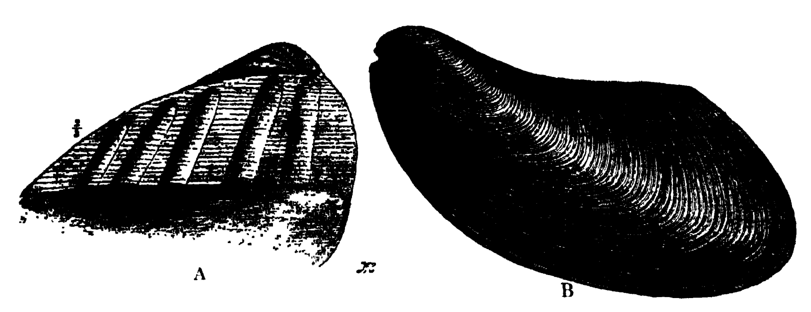


Fig. 282. — A, *Gervillia Renauxiana* Math. Cénomanien (d'Orbigny). — B, *Hœrnesia socialis* Schl. Muschelkalk (Neumayr).

nombreux sillons perpendiculaires à la charnière. Chez *Gervillia* Defr. et *Hœrnesia* Laube, la coquille est très allongée, très oblique. *Gervillia* (Trias-Éocène) a des dents cardinales peu marquées, *Hœrnesia* (Trias) a une forte dent cardinale et plu-

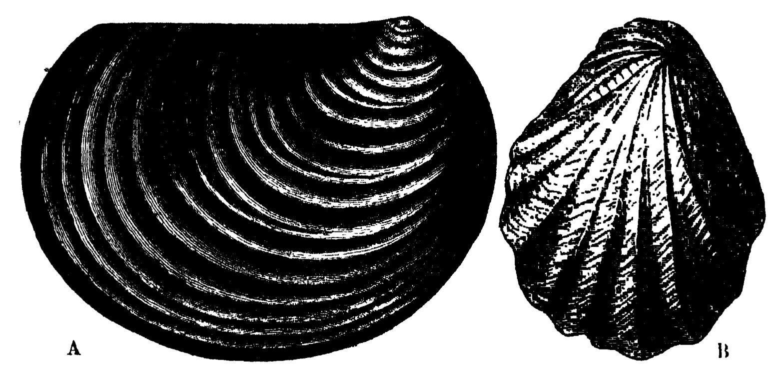


Fig. 283. — A, *Inoceramus regularis* d'Orb. Sénonien. — B, *I. sulcatus* Park. Gault. (d'Orbigny).

sieurs dents latérales; le crochet est très recourbé et la coquille très inéquivalve (fig. 282).

Inoceramus Sow. et *Perna* Brug. sont dépourvus de dents. *Inoceramus* est très commun du Trias au Crétacé, et certaines espèces du Crétacé supérieur atteignent une taille énorme. Les

crochets sont très développés, recourbés et inégaux. Ils sont au contraire très peu saillants chez *Perna* (Trias-Actuel,) où la

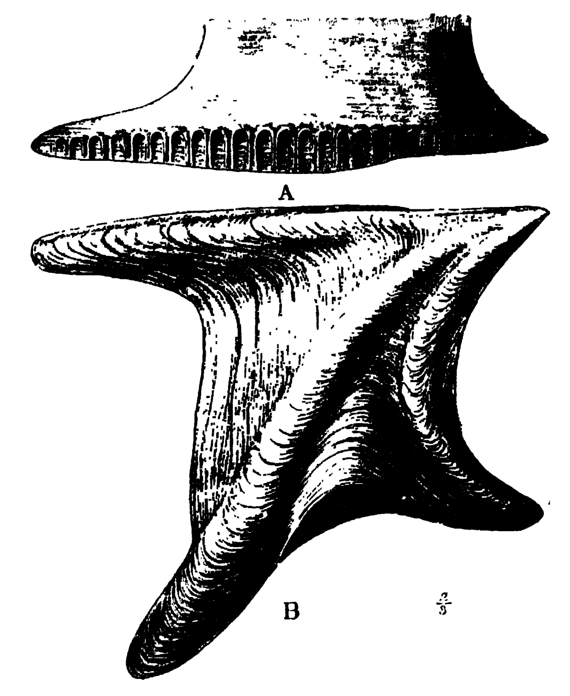


Fig. 284. — *Perna Mulleti* Desh. Néocomien (D'ORBIGNY).

coquille est comprimée, et la ligne cardinale allongée (fig. 283 et 284).

7e SOUS-FAMILLE. — AUCELLINÉS.

Aucella Keys. est un fossile très répandu dans le Jurassique de Russie. Coquille très inéquivalve; la valve gauche est bombée à crochets saillants; ligne cardinale droite. Sinus byssal à la valve gauche.

8e SOUS-FAMILLE. — VULSELLINÉS.

Les genres *Vulsella* Lk. (Éocène, Actuel) et *Chalmasia* Stol. (Crétacé) représentent probablement un petit groupe d'Aviculidés déformés par la fixation comme les Ostréidés, auxquels ils ressemblent par la rotation qu'a subi le muscle postérieur et par l'absence de muscle antérieur. Mais le test nacré, le cœur traversé par le rectum, l'existence d'un byssus, montrent qu'il faut rapporter ces formes plutôt aux Aviculidés qu'à tout autre groupe. *Chalmasia* est parfois rapporté aux Ostréidés.

2e FAMILLE. MYTILIDÉS.

Les Mytilidés se distinguent des Aviculidés typiques par la réduction de leur ligne cardinale qui est courte, recourbée et

passe graduellement au bord postérieur de la coquille, tandis qu'elle fait un angle souvent très aigu avec le bord antérieur. La coquille est ainsi aiguë à une extrémité, et arrondie à l'autre. Elle est très allongée dans la direction de la charnière et dépourvue d'expansion aliforme. La charnière est dépourvue de dents. Le ligament est très long et interne, mais visible à l'extérieur. Le muscle adducteur antérieur existe toujours ; il est petit et situé sous la charnière. Dents très faibles ou nulles. Le byssus, qui existe toujours, ne détermine pas d'échancrure à la coquille.

Il existe toujours un siphon anal, et parfois aussi un siphon

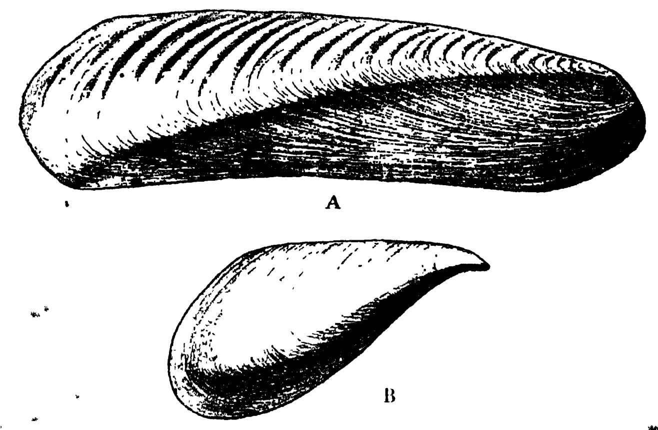


Fig. 285. — Mytilidés. — A, *Modiola plicata* Sow. Bajocien. — B, *Mytilus eduliformis* Schl. Muschelkalk (collection paléontologique du Muséum).

branchial. Par là les Mytilidés montrent un stade d'organisation un peu plus élevé que les Aviculidés.

Des transitions insensibles relient les Mytilidés aux Aviculidés, et il n'est pas douteux que les premiers ne dérivent de formes anciennes, encore hétéromyaires, d'Aviculidés à ligne cardinale allongée. La série comprend, suivant Frech, *Ambonychia*, *Gosseletia*, *Myalina* et conduit à *Modiola*, le plus ancien Mytilidé typique, datant du Dévonien. On voit en suivant ces formes la coquille devenir de plus en plus aiguë, par avortement de l'aile antérieure, et le ligament devenir interne.

Chez *Modiola* Lk. (Dévonien-Actuel) le crochet n'est pas terminal et il existe une aile antérieure courte et mal délimitée. Celle-ci disparaît chez *Mytilus* (Permien-Actuel) où le crochet est terminal et la coquille très aiguë. Le côté antérieur est tronqué. Ces deux genres, très répandus depuis le Trias, carac-

térisent les dépôts plus ou moins vaseux des rivages. Actuellement les *Mytilus* forment sur les roches des colonies nombreuses où les individus sont réunis par leur byssus.

Lithodomus Cuv. Coquille arrondie à ses deux extrémités, à section subcirculaire. Les coquilles de ce genre se rencontrent toujours dans des cavités cylindriques que l'animal s'est creusé dans la pierre, comme les Pholades. La présence de trous de Lithodomes dans une roche indique toujours la proximité d'un rivage. (Permien-Actuel.)

Dreyssentia v. Beneden est le seul genre de Mytilidé habitant les eaux douces. Les caractères anatomiques sont un peu excep-

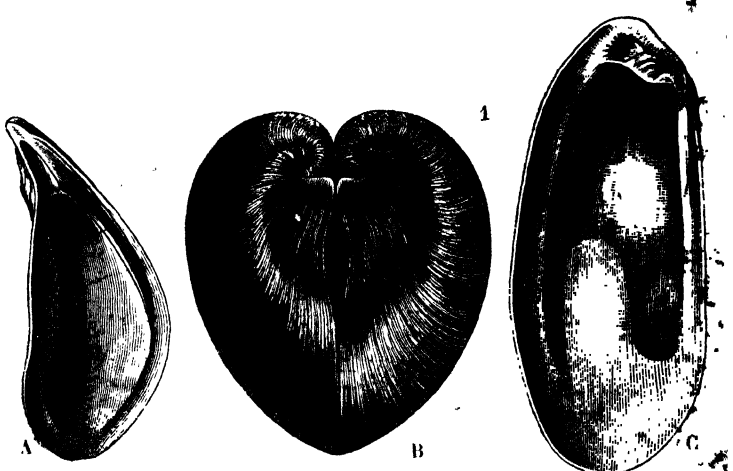


Fig. 286. — Congéries pontiques. — A, *Congeria spatulata* Partsch. — B, *Congeria subglobosa* Partsch. — C. *Dreyssentiomya Schröckingeri* Fuchs (Fuchs).

tionnels : il existe deux siphons; sous les crochets existe une lame sur laquelle s'insère le muscle antérieur. La nacre manque. (Tertiaire-Actuel.)

Très voisin de *Dreyssentia* est le genre *Congeria* Partsch caractérisé par la forme globuleuse des valves dont le contour est subquadrangulaire. Les Congéries (fig. 286) ont joué un très grand rôle dans les formations du Miocène supérieur en Autriche et dans la région Aralo-Caspienne. Il est à remarquer que ces formes d'eau saumâtre sont souvent ornées de côtes et de tubercules.

Dreyssentiomya Fuchs, du Miocène supérieur de Crimée, est remarquable comme étant le seul genre de Mytilidé pourvu d'un sinus palléal (fig. 286, C).

3e FAMILLE. — PINNIDÉS.

*Les Pinnidés sont aussi reliés par des liens étroits aux Avicu*lidés, si bien que Fischer et Frech les considèrent comme une simple sous-famille de ce groupe. Le sommet est tout à fait terminal; la coquille en partie nacrée, dépourvue d'aile, a une forme triangulaire très allongée; elle est bâillante en arrière. Impression musculaire antérieure visible sous le crochet très aplati. Pas de dents ; ligament linéaire.

Aviculopinna Meek (Carbonifère et Permien), se relie à *Pteronites* parmi les Aviculidés, et conduit à *Pinna* L. (Carbonifère-Actuel) qui diffère des Mytilidés par son aplatissement et le contour rectiligne des deux bords de la coquille. Ce genre atteint une très grande taille.

2e SOUS-ORDRE. — PECTINACÉS (*MONOMYAIRES ISODONTES*).

Formes pourvues d'un seul muscle adducteur à l'état adulte. Ligament interne, charnière Isodonte, au moins dans le jeune âge. Test non nacré.

L'anatomie des Pectinidés, Limidés, Spondylidés, montre entre ces familles une telle analogie qu'elle justifie pleinement leur rapprochement dans un même sous-ordre.

1re FAMILLE. — PECTINIDÉS.

Lamellibranches Monomyaires à l'état adulte, vivant couchés sur une valve (droite) qui est souvent plus profonde que l'autre. Chaque valve est symétrique par rapport à un plan perpendiculaire à la charnière, sauf, dans certains cas, pour ce qui concerne la région cardinale où les deux ailes peuvent être inégalement développées. Le ligament est interne, logé dans une fossette triangulaire de chaque valve. La charnière montre parfois des lamelles divergentes peu marquées. Les ornements sont de fortes côtes rayonnantes saillantes, de forme variée.

Les Pectininés se rattachent, au moins d'après la forme extérieure, aux Aviculopectinidés qui en diffèrent par le ligament externe.

Jackson a étudié divers stades du développement des Pectinidés et montré que ces stades reproduisaient exactement les caractères des Lamellibranches moins spécialisés. Les plus jeunes embryons observés ont une coquille bivalve bien développée, sans byssus; ils sont libres et rampent avec une très grande agilité avec un pied pourvu d'un profond sillon comme celui des Nucules; tous sont posés sur la valve droite et se retournent si on les change de côté. La branchie est presque celle d'une Nucule. Plus tard l'animal se fixe par un byssus qui persiste longtemps. La coquille embryon-

naire (prodissoconque), opisthogyre, est visible au sommet d'une coquille dissoconque à charnière droite, à bords libres descendant un peu obliquement, sans oreilles ; puis apparaissent les plis de la coquille et les sinus du byssus, dont le bord présente de petites dents. Peu à peu la charnière s'accroît bien moins vite que le contour des valves qui ne tarde pas à déborder et à devenir symétrique (fig. 271, C).

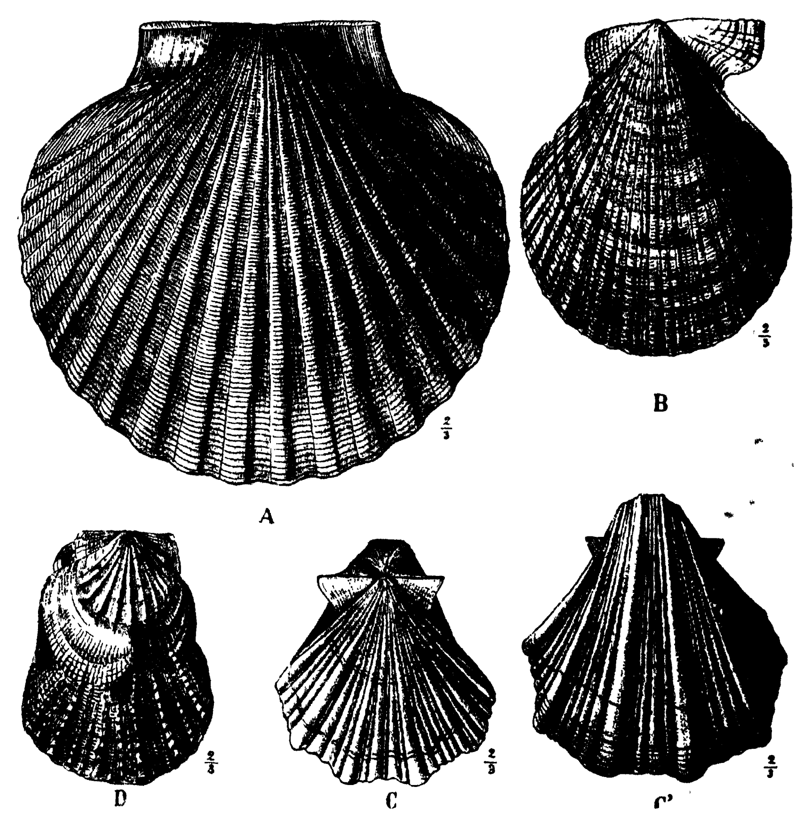


Fig. 287. — Pectinidés. — A, *Pecten æquivalvis* Lk. Lias moyen (Bayle). — B, *Chlamys substriatus* d'Orb. Tortonien (Hœrnes). — C, C', *Vola quinquecostata* Sow. Cénomanien (D'Orbigny). — D, *Hinnites Defrancei* Mich. Langhien (Hœrnes).

La coquille de Pecten passe successivement par les stades *Avicula*. *Pterinopecten Aviculopecten*. Les formes à ailes très inégales ont au début les ailes égales et la coquille symétrique.

D'après des observations inédites de M. Munier-Chalmas, les très jeunes Pecten ont à chaque valve deux paires de dents lamellaires, symétriques, par rapport au ligament ; ils rentrent donc dans le type Isodonte.

Le plus ancien des Pectinidés, *Pleuronectites* Schl. (proparte) date du Carbonifère (peut-être Dévonien) et va jusqu'au Muschelkalk ; il présente un fort sinus byssal et des oreillettes obliques.

Pecten (ss. str) est équivalve, à côtes rayonnantes, à ailes égales (Type : *P. Jacobæus*). Il apparaît dans le Permien de l'Inde (*P. prototextorius* Waagen) et dérive des *Aviculopecten* du Carbonifère, où l'on voit le ligament devenir interne (de Koninck, Frech). Très commun depuis le Permien (fig. 287, A).

Vola Kl. (*Janira* Schum.) est un Pecten très inéquivalve, dont la valve droite a un fort crochet recourbé. (Crétacé-Actuel) (fig. 287, C', C).

Chez *Chlamys* Bolt. l'aile antérieure plus développée que la postérieure présente à la valve droite un profond sinus byssal, dont le bord inférieur est denticulé (fig. 287, B).

Hinnites Defr. est libre et présente dans le jeune âge la forme régulière de *Chlamys*, ensuite il perd son byssus, se fixe et devient très irrégulier. (Permien-Actuel.)

2e FAMILLE. — LIMIDÉS.

Coquille équivalve, inéquilatérale, allongée obliquement par rapport à la charnière, ce qui différencie des Pectinidés. La

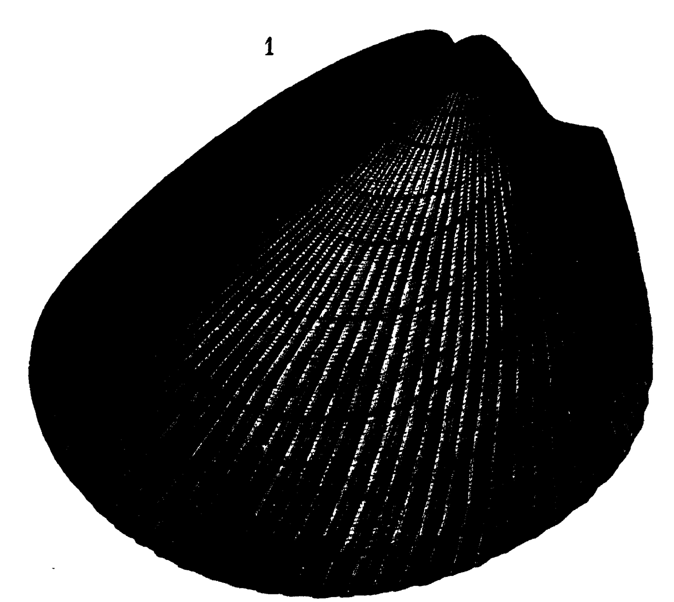


Fig. 288. — *Lima lineata* Schl. Muschelkalk (NEUMAYR).

charnière est courte, droite, le ligament interne. Muscle adducteur ovale, excentrique. L'animal est libre et peut même nager en ouvrant et fermant rapidement ses deux valves. La coquille est dépourvue de dents.

Les Limes semblent dériver des *Aviculopecten*. Leurs représentants paléozoïques sont douteux (Carbonifère, Permien). Le genre *Lima* devient très abondant depuis le Muschelkalk. Le sous-genre *Ctenostreon* est fait pour des Limes à côtes très épaisses du Jurassique. *Limea* (Trias-Actuel) a de petites dents rappelant un peu celles des *Pectunculus*.

3e FAMILLE. — SPONDYLIDÉS.

Charnière isodonte à l'état adulte : il existe à chaque valve deux dents épaisses, recourbées, qui s'enfoncent dans des fossettes correspondantes de la valve opposée. Ligament interne. La coquille est fixée par la valve droite dans le voisinage du crochet.

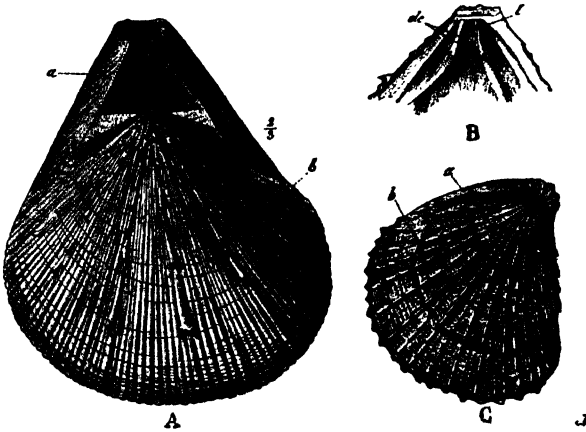


Fig. 289. — Spondylidés. — A, *Spondylus truncatus* Goldf. Sénonien. — B, Charnière d'une espèce vivante de Plicatule (d'après nature). — C, *Plicatula placunea* Lk. Aptien (D'ORBIGNY).

Ce groupe paraît dériver de celui des Pectinidés par suite de la fixation qui se serait produite plus tôt que chez *Hinnites* : l'animal est d'abord libre et pectiniforme (Jackson).

Plicatula Lk. Coquille aplatie lisse ou écailleuse, inéquivalve, sans oreillette, fixée par la valve droite dans le voisinage du crochet. Dents divergentes, crénelées (Trias, *Jurassique*-Actuel) ; c'est le plus ancien Spondylidé bien authenthique.

Spondylus L. La valve droite est beaucoup plus profonde que la valve gauche et la dépasse dans la région cardinale où se développe une aire triangulaire large. Le test est souvent orné de longues épines cylindriques ou lamelleuses. Chez les vieux individus le ligament devient souvent en partie externe. Jurassique-Actuel, commun dans le Crétacé.)

4e FAMILLE. — DIMYIDÉS.

Les genres *Dimya* Rouault (Tertiaire et Actuel) et *Dimyodon* Mun. Ch. (Bathonien), qu'on peut réunir dans la petite famille des *Dimyidés*, sont remarquablement aberrants. La coquille est très aplatie, à sommet non saillant : le ligament est logé dans une fossette interne triangulaire; il est bordé chez *Dimyodon* de chaque côté par une dent cardinale triangulaire, qui manque chez *Dimya*. La charnière appartient donc au type Isodonte, ce qui rapproche les Dimyidés des Spondylidés. Mais le caractère tout à fait particulier consiste en ce qu'il existe *deux* impressions musculaires réunies par une impression palléale entière. Il faut voir probablement dans ce fait la persistance d'un caractère ancestral chez des animaux dont les affinités sont évidemment avec les Anisomyaires.

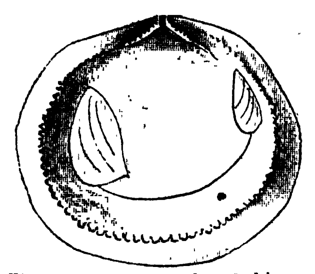


Fig. 290. — *Dimyodon Schlumbergeri* M. Ch. Bathonien (MUNIER-CHALMAS).

3e SOUS ORDRE. — OSTREACÉS (*MONOMYAIRES DYSODONTES*).

Formes à l'état adulte monomyaires et dépourvues de dents. Ligament interne. Formes fixées, très inéquivalves.

1re FAMILLE. — OSTRÉIDÉS (1).

Formes monomyaires. Coquille très inéquivalve, fixée par la valve gauche, qui est généralement très bombée. Test lamelleux, non nacré. Ligament interne. Pas de dents.

L'animal est caractérisé par la disparition du pied, et la torsion considérable qu'ont subie les organes. La masse viscérale est passée en avant du péricarde, les oreillettes en avant du ventricule, qui n'est pas traversé par le rectum, et les reins en avant des oreillettes.

Jackson a vu que chez les très jeunes *Ostrea* les organes avaient les relations normales : la bouche, avec ses palpes, est alors à l'extrémité antérieure de la coquille, près du muscle antérieur : l'axe antéro-postérieur passant par la bouche et l'anus est donc parallèle à la ligne cardinale. Peu à peu, à mesure que le muscle antérieur s'atrophie, il se produit une rotation graduelle de cet axe, qui devient perpendiculaire à la ligne cardinale.

L'étude du développement de l'Huître, décrit par Horst, Huxley, Jackson, etc., éclaircit beaucoup la question de la phylogénie des Monomyaires en général. Au stade le plus reculé (fig. 271, A, B), la coquille (*prodissoconque*) est formée de deux valves égales, bombées, *pourvue de deux muscles adducteurs*. C'est l'antérieur qui apparaît le premier; il disparaît ensuite tandis que le postérieur se développe beaucoup et se déplace en avant. La branchie à ce stade ressemble beaucoup par sa simplicité à celle des Nucules. On a trouvé chez *O. edulis* des dents à la charnière, et M. Munier-Chalmas a découvert sur des formes fossiles des denticulations parallèles indiquant l'existence d'un stade Taxodonte.

L'Huître prend ensuite une charnière de plus en plus droite, ailée, et passe par le stade Avicule; elle est Hétéromyaire. Elle redevient ensuite Monomyaire par avortement du muscle antérieur.

(1) Coquand, Monogr. du g. *Ostrea*, Terr. Crétacé, 1869.

Les Ostréidés sont des Mollusques littoraux extrêmement répandus dans toutes les formations à partir du Trias. Par leur grande variabilité dans le temps et leur extension considérable dans l'espace, ils ont une importance capitale pour la Stratigraphie. On les rencontre dans les dépôts de toute nature. Les formes décrites dans le Carbonifère et le Permien par de Verneuil et Winckel sont douteuses. *Ostrea* n'apparaît avec certitude que dans le Muschelkalk.

Ostrea L. (sens. str.) Crochet droit, aplati ; surface irrégulièrement tuyautée ou lamelleuse (fig. 291). *O. deltoidea*, Kimmeridgien ; *O. cyathula*, Tongrien ; *O. crassissima*, Helvétien ; *O. edulis*, Actuel.

Alectryonia F. v. W. Les formes d'*Ostrea* à grosses côtes rayonnantes mènent aux *Alectryonia* qui ont les deux valves ornées de plis simples ou bifurquées partant d'une carène médiane. La surface de séparation des valves est en zigzag et les plis d'une valve s'engrènent avec ceux de l'autre. La coquille est très allongée, souvent contournée, la charnière courte, le crochet très effacé (fig. 292). Ces formes, qui apparaissent dans le Trias, sont surtout abondantes dans le Crétacé supérieur. *A. montiscaprilis*, Trias ; *A. gregaria*, Oxfordien ; *A. solitaria*, Oxfordien ; *A. carinata* Lk, Cénomanien ; *A. frons*, Sénonien.

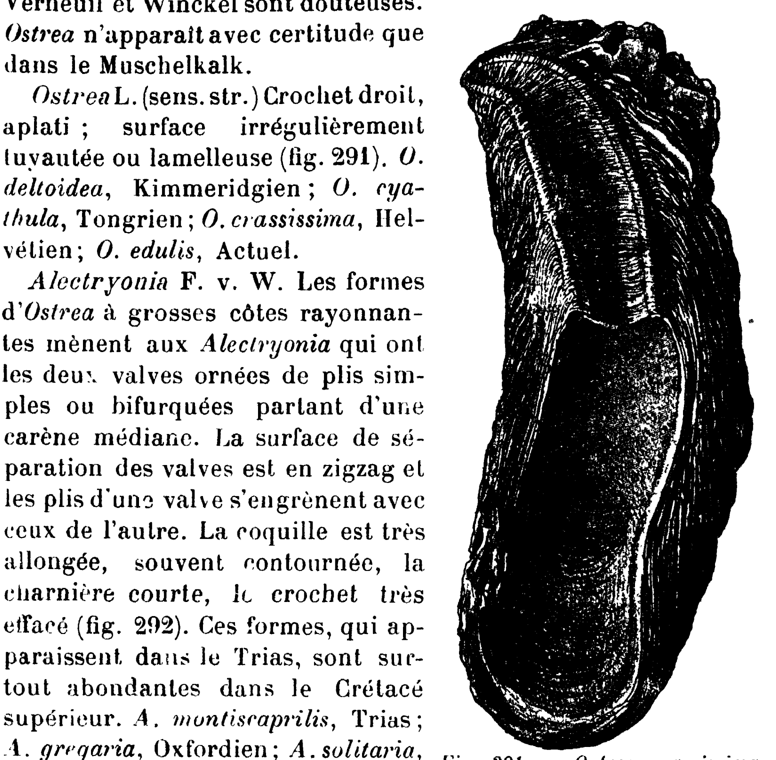


Fig. 291. — *Ostrea crassissima* Lk. Helvétien (Hoernes).

Gryphæa Lk. La coquille est très inéquivalve : la valve gauche, fixée, est très bombée, et son crochet, saillant, se recourbe sur la valve droite, qui est plane. Les formes les plus anciennes (Lias) sont plus recourbées et plus étroites que les récentes, et l'on peut suivre la filiation de plusieurs séries dans les couches Jurassiques et Crétacées. C'est ce qui a lieu par exemple pour *G. arcuata* Lk. du Sinémurien, qui par *G. cymbium* Lk. du Liasien mène à *G. dilatata* Sow. de l'Oxfordien ; dans cette série, la coquille s'élargit et le crochet devient moins recourbé et enfin presque plan (fig. 293).

Exogyra Say. Coquille inéquivalve, allongée et contournée, valve inférieure plus bombée; crochets recourbés latéralement

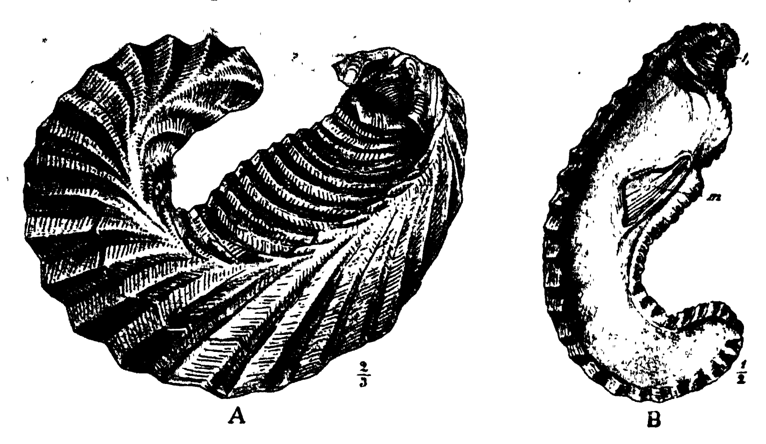


Fig. 292. — *Alectryonia frons* Park. Sénonien. — *A. Zeileri* Bayle. Sénonien (BAYLE).

et appliqués sur chacune des valves. L'aire ligamentaire est contournée et en partie recouverte par les lames du test.

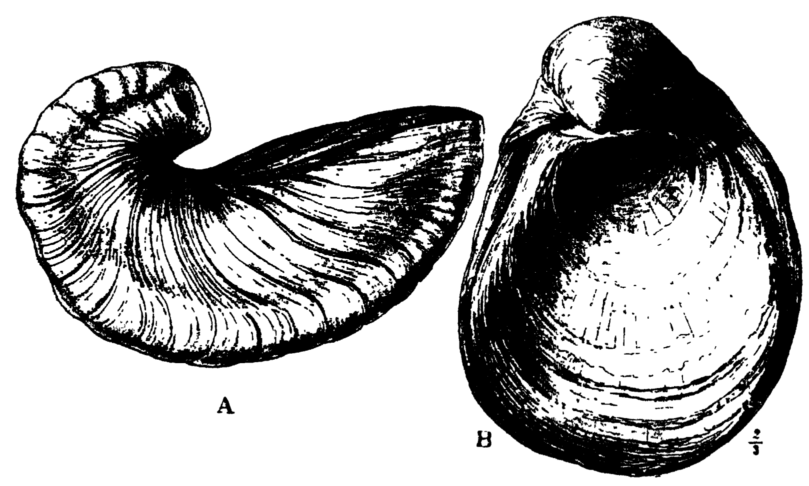


Fig. 293. — *Gryphæa arcuata* Lk. Sinémurien. — *G. dilatata* Sow. Oxfordien (BAYLE).

Ce type apparait dans le Jurassique supérieur et présente des formes à côtes et à plis qui rappellent *Alectryona*.

Ex. : *E. virgula*, Kimmeridgien; *E. Couloni*, Néocomien *E. Aquila*, Aptien: *E. flabellata*, Cénomanien (fig. 294).

A la fin du Crétacé, les Exogyres deviennent plus profondes et plus larges, le crochet est saillant, recourbé sur une valve plane, et la forme rappelle celle des Gryphées, mais le crochet

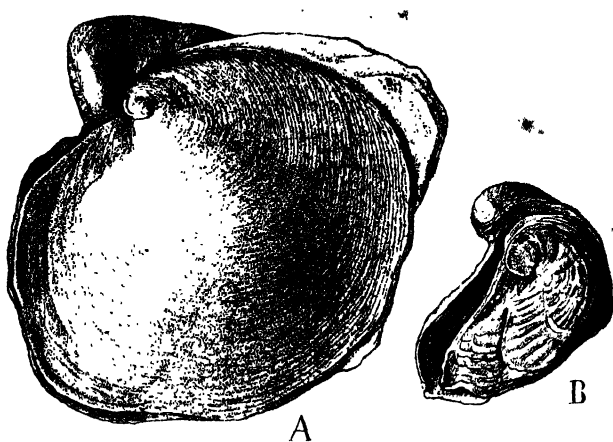


Fig. 294. - A. *Exogyra columba* Lk. Cénomanien. — B, *E. virgula* Defr. Virgulien (Coll. paléont. du Muséum).

de la grande valve est rejeté de côté (Ex. : *E. columba* Lk., Turonien). Les formes dérivées de celles-ci, par réduction du crochet, convergent avec celles qui viennent des Gryphées.

Près des Ostréidés nous plaçons avec doute le genre curieux *Pernostrea*, Mun. Ch. qui réunit des caractères d'Inocéraminés et d'Ostréides. La coquille est inéquivalve, aplatie; les crochets nuls comme chez Ostrea, et l'impression musculaire est subcentrale. Mais l'aire ligamentaire est creusée de 4 à 8 fossettes assez larges. L'origine de ce singulier type intermédiaire est tout à fait problématique.

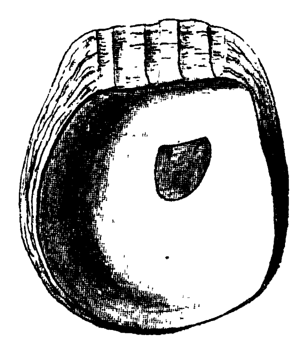


Fig. 295. *Pernostrea Bachelieri* M. Ch. Callovien. Valve droite. (MUNIER-CHALMAS).

2e FAMILLE. — ANOMIIDÉS.

Petite famille aberrante, caractérisée par une perforation, au moins à l'état jeune, de la valve droite par où passe une cheville calcaire qui fixe la coquille au sol. Cette perforation peut disparaître à l'état adulte (*Placuna*).

La cheville calcaire n'est autre chose que le byssus calcifié, comme le montre l'embryogénie.

La coquille est mince, *nacrée*, subcirculaire.

Le jeune *Anomia* est libre et rampe rapidement; il possède un pied actif

et un byssus pourvu de deux muscles rétracteurs spéciaux. Le byssus passe par un sinus profond creusé dans la valve droite; cette échancrure apparaît beaucoup plus tôt que dans les Pernes et les Pecten, mais la valve droite est très réduite par rapport à la gauche qui lui est supérieure. Peu à peu le sinus se creuse tellement que la valve déborde tout autour de lui et qu'il se transforme en un trou médian.

Anomia L. (Rhétien-Actuel) pourrait provenir d'*Amusium* ou de *Semipecten*, Pectinidés qui ont une coquille nacrée.

Deshayes a justement rapproché d'*Anomia* le genre *Placuna*

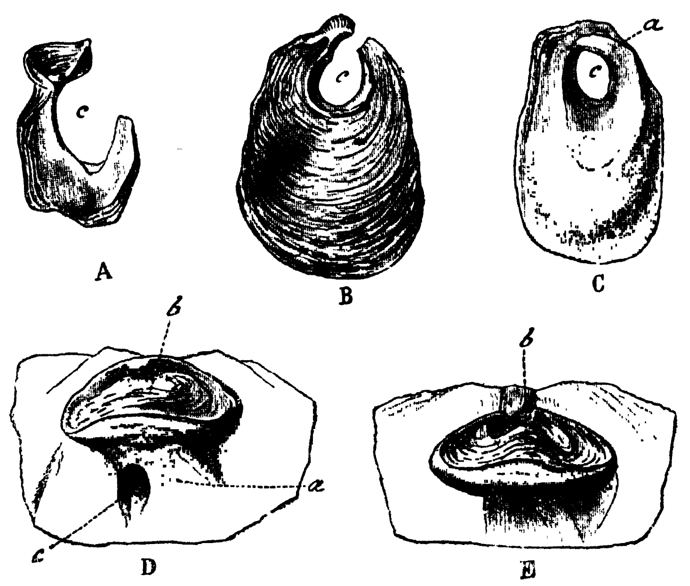


Fig. 296. — Anomiidés — A, *Anomia primæva* Desh. — B, C, *Anomia Casanovei* Desh. (Ces figures montrent le développement de la valve supérieure (DESHAYES). — D, E, deux stades du développement de la région cardinale dans la valve supérieure de *Carolia placunoides* Cantr. Éocène d'Égypte. — *a*, apophyse interne de la valve à laquelle est fixée, sur une tête aplatie *b*, la cheville calcaire (FISCHER).

Brug. (Actuel) avec les formes Tertiaires *Placunema* Stol., *Hemiplacuna* Desh., dont la coquille n'est pas perforée. Elle est circulaire, presque plane, sans dent ni crochet, à ligament externe divisé en deux branches divergentes. Le jeune de *Pl. pella* a un trou byssal clos qui s'obture ultérieurement.

Carolia Cantr. est une curieuse forme tertiaire, semblable à une anomie jusqu'à une taille considérable. Très tard l'apophie qui porte le byssus calcifié s'épaissit beaucoup et vient combler le foramen de la valve droite (Fischer).

5e Ordre. — SCHIZODONTES.

Organisation intérieure rappelant celle des Arcacés, en particulier pour la branchie; le cœur est traversé par le rectum. Coquille pourvue de 2 ou 3 dents fortes, divergentes à partir du crochet (voir page 533). *Formes homomyaires, asiphonées, marines.*

1re FAMILLE. — TRIGONIDÉS.

Waagen considère comme forme primordiale du groupe, le genre *Cyrtonotus* Salt. du Dévonien d'Angleterre. La valve droite a une forte dent antérieure et une dent postérieure plus faible ; entre les deux existe une fossette où se loge la dent unique, médiane, triangulaire de la valve gauche.

Chez *Protoschizodus* de K. (Carbonifère), c'est la valve gauche qui présente deux dents : la valve droite a une seule dent qui limite en avant une large fosse triangulaire où pénètre la dent postérieure de la valve gauche.

Schizodus King, genre très important du Trias (Permien ?), présente à la valve droite deux fortes dents divergentes, et à la valve gauche trois dents, dont la dent médiane est bifurquée. La coquille est subtriangulaire, tronquée en arrière.

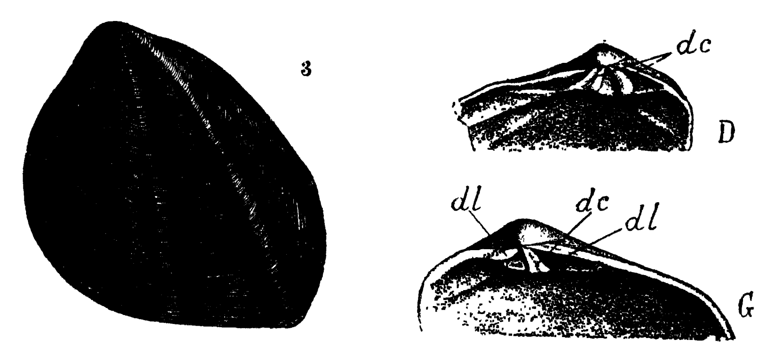


Fig. 297 — A, *Myophoria vulgaris* Schl. Muschelkalk (NEUMAYR). — B, *M. fissidentata* Wöhrm. Trias supérieur (Tyrol). — A, valve droite ; B, valve gauche (WÖHRMANN).

Chez *Myophoria* Bronn (1), genre localisé dans le Trias et le Rhétien, les deux dents latérales de la valve gauche s'allongent en crêtes obliques ; des stries transversales se développent sur ces crêtes et aussi sur la dent postérieure de la valve droite. La coquille est triangulaire, ornée de côtes. Une carène va souvent du crochet au bord postérieur, et délimite une aire postérieure que nous allons voir se spécialiser chez *Trigonia*. On trouve

(1) Wöhrmann, Die Fauna der Raibler Schichten, etc. *Jahrb. Geol. Reichsanst.*, 1889.

dans ce genre des formes lisses, carénées, pourvues de côtes rayonnantes, et parfois aussi de sillons concentriques.

Nous arrivons ainsi graduellement au grand genre *Trigonia* Brug. (1), l'un des plus importants de la classe des Lamellibranches par sa richesse en espèces dans les terrains secondaires.

La valve droite a deux fortes dents cardinales crénelées sur leurs deux faces; entre les deux s'engage la dent médiane de la

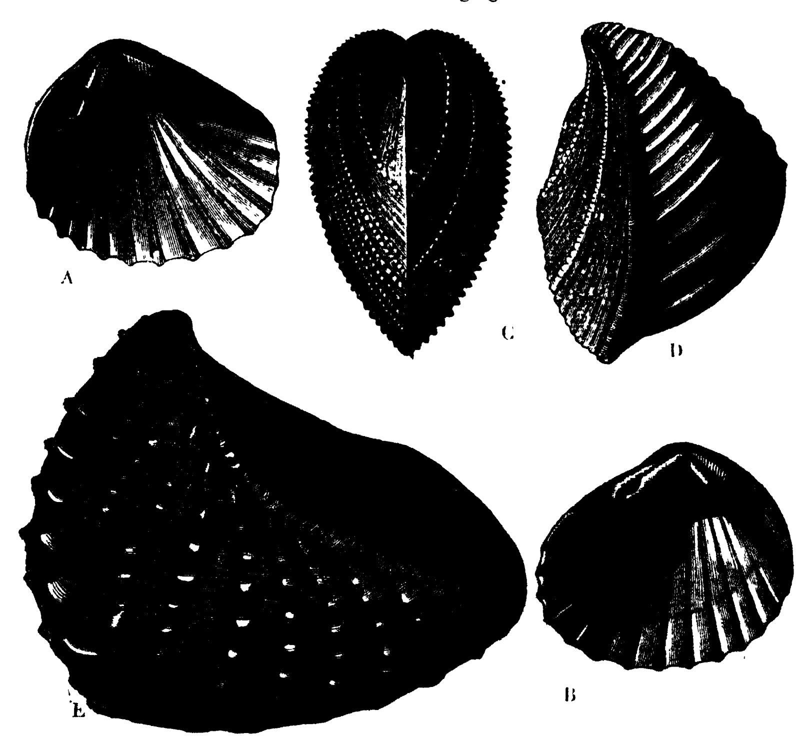


Fig. 298. — Trigoniidés. — A, *Trigonia pectinata* Lk. Actuel, valve droite. — B, le même, valve gauche. — C, *Trigonia costata* Sow. Bajocien. — D, le même, valve droite. — E, *Trigonia navis* Lk. Toarcien supérieur.

valve gauche, crénelée sur ses faces extérieures et bifurquée; les dents latérales de la valve gauche sont aussi crénelées intérieurement (fig. 298, A,B).

Chacune des deux valves présente une carène mousse allant du crochet au bord postérieur, et l'aire postérieure ainsi délimitée est elle-même subdivisée en deux par une seconde carène. Les deux aires les plus postérieures, en regard sur les deux

(1) Lycett, *Palæont. Soc.*, 1872-1879

valves, forment l'écusson, géneralement lisse. Les ornements sont souvent très différents sur les régions ainsi délimitées. De là une grande diversité de formes permettant de subdiviser ce grand genre en dix sections (Agassiz, Lycett).

Le maximum de développement des Trigonies se produit du Jurassique moyen au Crétacé supérieur. On ne trouve plus que deux espèces à Ciply et à Maestricht, et ce genre disparaît de l'Europe pendant le Tertiaire. On connaît quelques espèces Tertiaires et Actuelles en Australie.

Les affinités zoologiques des Trigonies sont loin d'être complètement élucidées. L'opinion qui les fait dériver des *Schizodus* et des *Myophoria* est très généralement répandue. Mais d'autre part quelques auteurs, comme Neumayr, Steinmann, etc., leur attribuent une parenté avec les Unionidés qui en seraient des descendants émigrés dans les eaux douces. Nous reviendrons sur cette hypothèse, à laquelle nous ne croyons pas devoir nous rallier, à propos de cette dernière famille.

6e Ordre. — EULAMELLIBRANCHES.

Dents de la charnière divisée en dents cardinales (3 au plus) et dents latérales (2 au plus de chaque côté d'une même valve). — Ligament interne ou externe, amphidète. externe ou interne. Formes homomyaires, siphonées. Branchie compliquée du type Eulamellibranche.

La coquille des Eulamellibranches est en général équivalve dans les formes libres, inéquivalve dans les formes fixées. Elle n'est nacrée que dans deux familles (Unionidés, Anatinidés). La branchie appartient au type le plus élevé. Les filaments qui la composent sont unis entre eux par de larges branches vasculaires, de sorte que chaque moitié d'une branchie se présente comme une membrane (*lame*) continue, fenêtrée. Le feuillet direct et le feuillet réfléchi de cette lame sont de plus reliés par plusieurs branches transversales pour chaque filament. Enfin les lames peuvent encore présenter des plissements plus ou moins compliqués (1).

Tous les Eulamellibranches existant aujourd'hui sont *siphonés* à un degré quelconque (2), c'est-à-dire que les bords du manteau

(1) Ici encore nous nous séparons de Pelseneer, qui établit l'arbre généalogique des Eulamellibranches d'après le degré de plissement de la branchie. Cette méthode donnerait de bien singuliers résultats si on l'appliquait, par exemple, aux Prosobranches.

(2) Même les Unionidés que l'on considère ordinairement comme Asiphonés.

présentent au moins un point de suture, déterminant un orifice anal. Dans les cas les plus simples, l'orifice branchial est confondu avec la fente pédieuse, ou en est mal séparé (Carditidés, Astartidés, etc.). Une seconde suture apparaît à l'intérieur de plusieurs familles (Unionidés, Lucinidés, Cyrénidés) et détermine l'existence d'un siphon branchial.

On voit qu'il n'y a pas lieu de s'arrêter pour ces Lamellibranches à la division en Siphonés et Asiphonés. La division classique en *Intégripalléaux* et *Sinupalléaux* est assez commode tant que l'arbre généalogique des Eulamellibranches ne sera pas tracé avec plus de certitude. Le premier groupe renfermerait les formes les plus inférieures, et le second les formes les plus élevées. Mais cette division n'a rien d'absolu, car parmi les Cardiidés, intégripalléaux pour la plupart, on trouve quelques formes sinupalléales, et de même chez quelques Cyrénidés existe un sinus palléal encore peu indiqué. De plus, on séparerait par ce système des familles très voisines, comme les Cyrénidés et les Vénéridés.

Enfin nous avons vu plus haut que la division en Hétérodontes et Desmodontes repose sur des interprétations que nous considérons comme inexactes.

Pour ces motifs nous renonçons à établir des sous-ordres dans l'ordre des Eulamellibranches, malgré sa grande étendue. Nous mettrons seulement un peu à part le groupe aberrant des Chames et des Rudistes, dont les affinités sont encore un peu problématiques.

Nous emploierons dans les descriptions des familles d'Eulamellibranches les abréviations suivantes :

DC : Dent cardinale. DL, dent latérale :

A, antérieure. P, postérieure.

La forme la plus ancienne que l'on puisse rapporter avec quelque certitude aux Hétérodontes est *Anodontopsis Milleri* Meek, du Silurien supérieur de Cincinnati. Chaque valve a une longue dent latérale postérieure, une courte dent latérale antérieure et deux dents cardinales. Ces caractères rapprochent la coquille en question des Cyprinidés (Neumayr).

Formes à siphons peu développés, ne déterminant pas sur la coquille une impression sinueuse. Ligament en général externe. Coquille en général équivalves. ***Hétérodontes intégripalléaux.***

1re FAMILLE. — MÉGALODONTIDÉS.

Parmi les formes Eulamellibranches les plus anciennes, après *Anodontopsis*, se trouve les ***Mégalodontidés*** (Eifélien) que nous étudions immédiatement pour ne pas interrompre la série.

des formes normales. Les Mégalodontidés ne semblent avoir des affinités étroites avec aucun autre groupe d'Acéphales; on les a rapprochés, sans preuves sérieuses, des Astartidés, des Chamidés, des Dicératidés, des Cyprinidés. Le plateau cardinal, très épais, porte, à la valve droite de DC forte, et à la valve gauche 1DC plus épaisse : de plus des DLP peu indiqués. Le muscle postérieur est porté sur une lame myophose saillante. Ce fait, assez rare, se retrouvera chez les Chamidés.

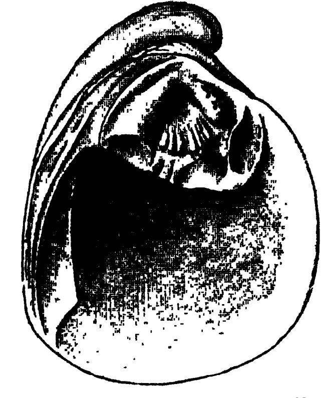


Fig. 299. — *Megalodon cucullatus* Sow. Dévonien, Paffrath (Hall).

Les crochets sont saillants et enroulés en avant chez *Megalodon* Sow. (fig. 299) (Dévonien-Rhétien) (1); ils se prolongent encore davantage chez *Diceratocardium* Stoppani (Rhétien) et *Pachyrisma* Morr. et Lyc. (Jurassique), qui semblent dériver directement de *Megalodon*.

2e FAMILLE. CYPRINIDÉS.

Charnière à 1-2 dents latérales antérieures, 2-3 dents cardinales, 1-2 dents latérales postérieures fortes. Crochets saillants, souvent enroulés, prosogyres. Formes marines.

La plupart des Hétérodontes paléozoïques, à part *Megalodon*, sont ou bien des Cyprinidés typiques, ou bien des formes intermédiaires entre ceux-ci et les Taxodontes. On a vu que dans cet ordre le genre *Macrodon* est le type de formes où les dents sont divisées en deux groupes, les unes courtes divergentes à partir du crochet, les autres, postérieures, sont de longues lamelles subparallèles au bord cardinal. Or dans des genres paléozoïques, tels que *Ctenodonta* Bill, *Palæarca* Hall, *Cypricardites* Conr, on voit l'aréa ligamentaire s'effacer, les dents cardinales se réduire de 8 à 2, les dents latérales postérieures se réduire progressivement à une seule, si bien que la limite des deux familles est impossible à tracer. Pour ces motifs, Neumayr considère les Cyprinidés comme le type le plus archaïque des Hétérodontes : il dériverait des Taxodontes par simple réduction du nombre des dents, et la dent latérale antérieure serait simplement détachée du groupe des dents cardinales des *Macrodon*.

Le genre le plus primitif de la famille des Cyprinidés serait alors *Cypricardia* Lk., qui se confondrait à l'origine avec des formes paléozoïques comme *Cypricardites Pleurophorus*, etc.

Cypricardia Lk. Coquille allongée, à crochets peu saillants. 3 dents cardinales, 1 latérale postérieure forte à gauche, 2 à droite. Impression palléale légèrement échancrée. Quelques

formes jurassiques ont une carène longitudinale. Ce caractère devient surtout manifeste chez *Roudairia* Mun. Ch. (Crétacé supérieur de l'Inde de l'Algérie) qui ressemble extérieurement à une Trigonie.

Chez *Cyprina* (Jurassique-Actuel) la forme est ovale ou arrondie. Valve droite : 1DLA, 3DC, 1DLP. Valve gauche : 1DLA,

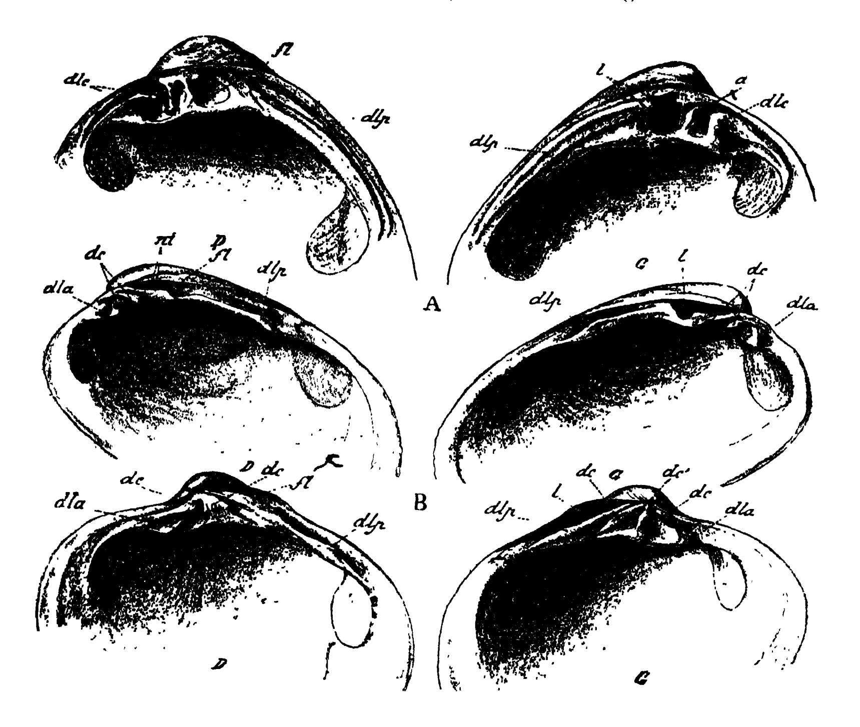


Fig. 300. — Cyprinides et Cypricardiidés. — A, *Rangia cyrenoides* des M. — B, *Cypricardia angulata* Lk. (Actuels). — C, *Cyprina islandica* L. (Quaternaire et Actuel). — *dc*, *dc'*, dents cardinales ; *dla*, *dlp*, dents latérales antérieures et postérieures ; *fl*, fossette ligamentaire ; *l*, ligament en place ; D, G, valves droite et gauche (d'après nature).

3DC. A la valve droite, la dent latérale antérieure passe sous la dent cardinale antérieure (fig. 300).

La dent cardinale médiane est large et ornée de crêtes ; la dent cardinale postérieure est une mince lamelle. A la valve gauche, la dent cardinale médiane est rudimentaire. Les formes mésozoïques décrites comme Cyprines ne présentent pas le chevauchement de la DLA droite, et par suite, sont des types moins dérivés que le genre *Cyprina* (qui a pour type *C. islandica* L.) (Munier-Chalmas).

Anisocardia Mun.-Ch. (Jurassique, Crétacé Inf.) et *Isocardia* Kl. (Tertiaire, Actuel) sont remarquables par le développement des crochets qui sont enroulés en avant

3e FAMILLE. — CYRÉNIDÉS.

Coquille subtrigone. La charnière diffère de celle des Cyprinidés par le développement plus grand et l'isolement des dents latérales antérieures. Formes d'eau douce ou d'eau saumâtre.

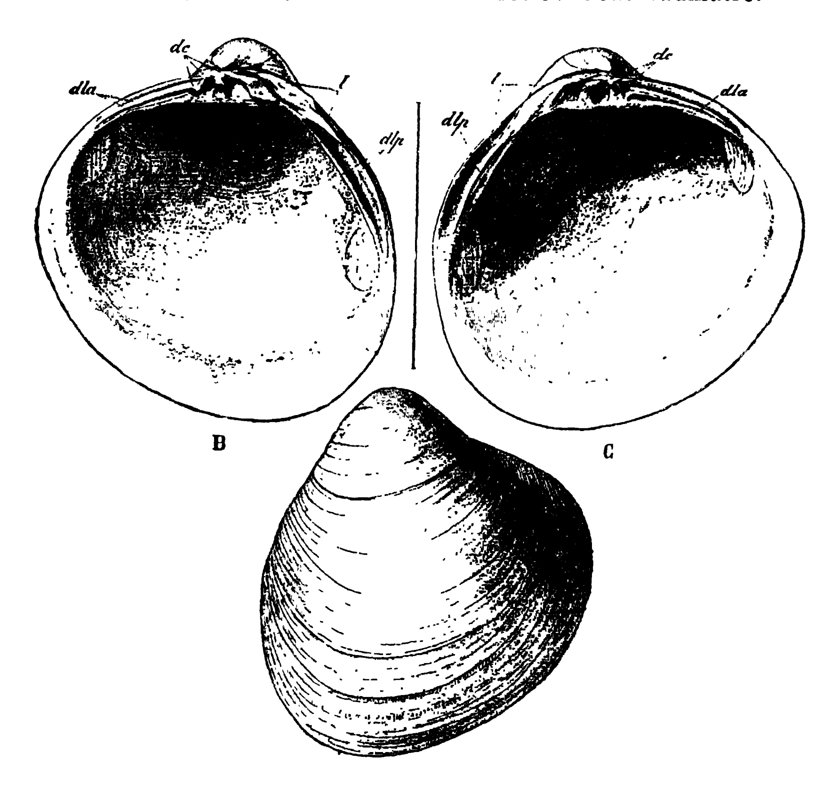


Fig. 301. — *Cyrena Gravesii* Desh. Suessonien, Cuise. — A, B, valve gauche ; C, valve droite. — *dc*, dents cardinales ; *dla*, *dpl*, dents latérales antérieures et postérieures; *l*, fossette ligamentaire (en partie cachée) (d'après nature).

Cyrena Lk. (fig. 301). Valve droite : 2DLA, 3DC, 2DLP. Valve gauche : 1DLA, 3DC, 1DLP. Nombreuses espèces depuis le Trias inférieur, dans les formations saumâtres ou d'estuaires. On en trouve dans les estuaires.

Sphærium Scop. (*Cyclas* Brug.). Coquille petite, équivalve,

presque équilatérale. Valve droite : 2DLA, 1DC, 2DLP. Valve gauche : 1DLA, 2DC, 1DLP. Très commun dans les dépôts d'eau douce depuis le Tertiaire. *Pisidium* Pfeiff. en diffère par sa forme plus trigone, inéquilatérale, et ses dents plus fortes.

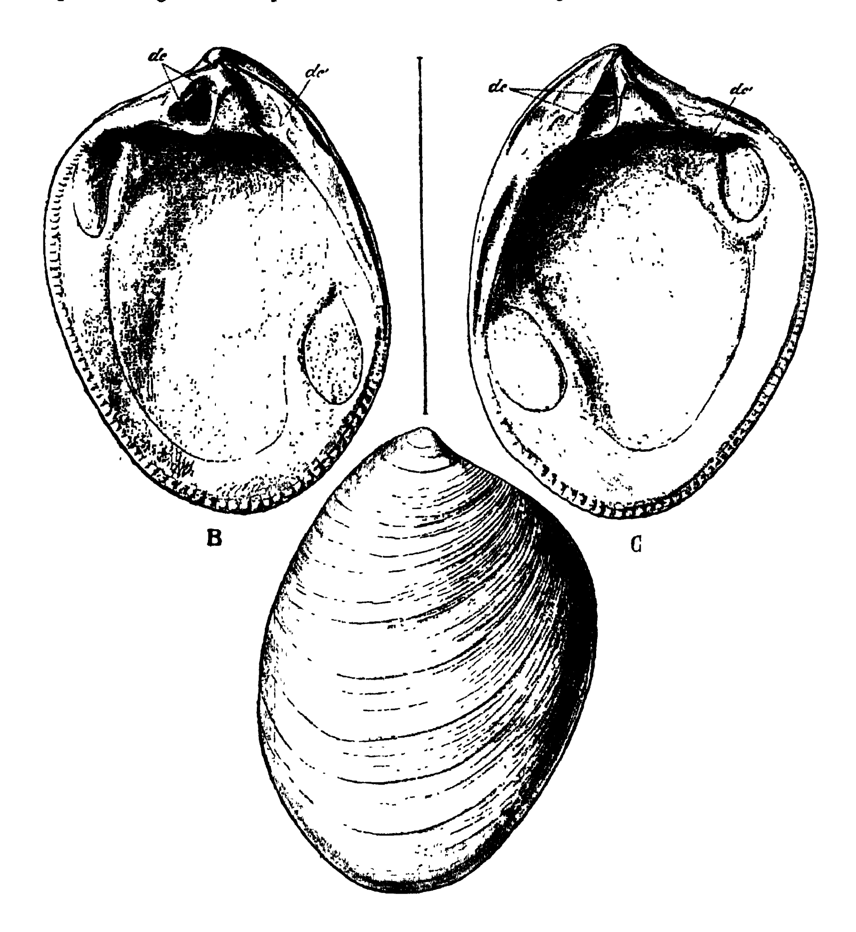


Fig. 302. — *Astarte* (*Crassinella*) *obliqua* Desh. Bajocien. — A, B, valve droite; C, valve gauche. — *dc*, dents cardinales; *dc'*, dent cardinale rudimentaire (d'après nature).

Le développement des Cyrènes dont nous avons dit un mot plus haut (page 541) et sur lequel nous reviendrons à la fin du volume, présente des stades réalisés à l'état adulte par *Rangia* des M. (actuel) et *Cypricardia*. Ce fait intéressant est à rapprocher de l'hypothèse précitée, qui indique les Cypricardites comme formes ancestrales des Hétérodontes. Une revision des Cypricardites du Dévonien combinée avec des recherches embryogéniques, permettrait probablement d'élucider ces problèmes difficiles de phylogénie.

4° FAMILLE. — ASTARTIDÉS.

Dents latérales nulles ou obsolètes, plateau cardinal épais. Coquille épaisse, ovale, équivalve, inéquilatérale.

Les Astartidés sont très voisins des Cyprinidés dont ils diffèrent principalement par la réduction des dents latérales. Diverses formes paléozoïques ont été rapportées primitivement à cette

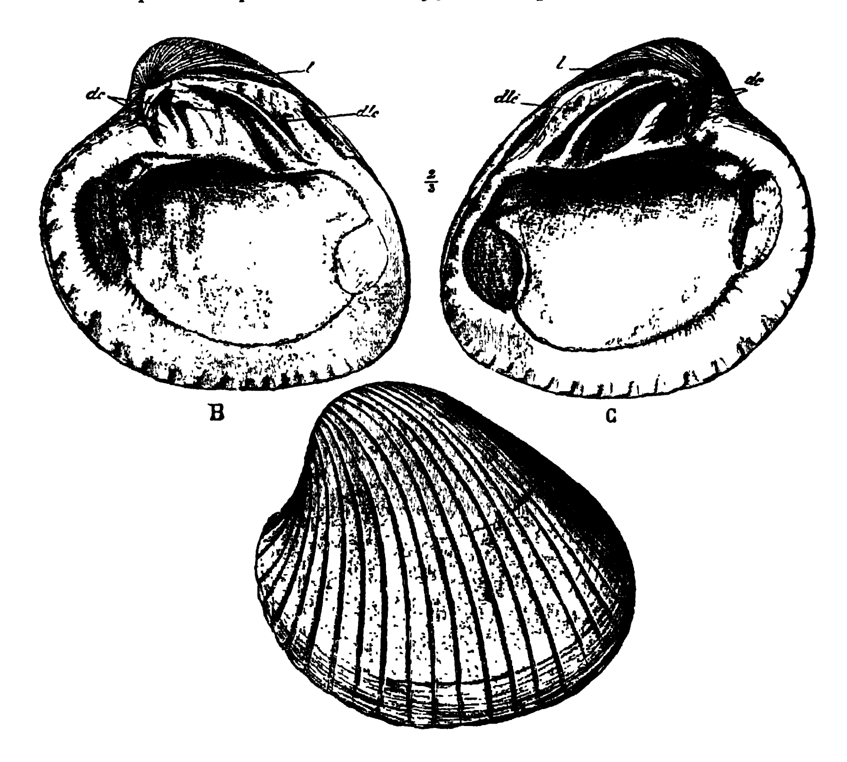


Fig. 303. — *Venericardia planicosta* Lk. Lutétien. — A, C, valve gauche; B, valve droite. — *dc*, dent cardinale; *dl*, dent latéro-cardinale (d'après nature).

famille, et sont rapprochées actuellement des Cyprinidés. Néanmoins *Curtonotus* Salt. (Dévonien) qui présente 1DC à la valve gauche et 1DC à la valve droite, semble bien un Astartidé. Les Astartidés constituent un type très archaïque dérivé, d'après Neumayr, des Cyprinidés par avortement des dents latérales.

On peut considérer dans cette famille deux séries distinctes.

Astarte Sow. (fig. 302) est le type des formes à plis ou côtes concentriques. A chaque valve 2DC fortes et 1 obsolète.

Lunule bien développée. Ce grand genre est très abondant à l'époque mésozoïque, et déjà, dans le Jurassique on le voit cantonné dans la zone boréale. Il est actuellement en régression et limité à ces mers froides. Son époque d'apparition semble être le Trias. Pour les formes antérieures, ressemblant extérieurement à *Astarte*, la charnière est inconnue.

Opis Desh. très répandu dans les terrains secondaires, est remarquable par le développement énorme des crochets : la lunule est profondément creusée.

Cardita Lk. est le genre principal de la deuxième série, qu'on élève souvent au rang de famille distincte. La coquille est ornée de fortes côtes rayonnantes, elle est crénelée intérieurement. Lunule non marquée. Les dents sont tournées en arrière ; la première, presque parallèle au bord cardinal, est ordinairement désignée comme dent latérale, ce qui n'est pas exact, car elle ne prend pas naissance derrière le ligament, mais sous les crochets avec les autres. Trias (?) Actuel.

Venericardia Lk. (Tertiaire et Actuel) (fig. 303), diffère de *Cardita* sens. str. par la dent postérieure de la valve gauche qui est plus longue et plus forte.

5e FAMILLE. — CRASSATELLIDÉS.

Cette famille, réduite au genre *Crassatella* Lk. (Crétacé-Actuel) (fig. 304), est généralement placée au voisinage des Astartidés;

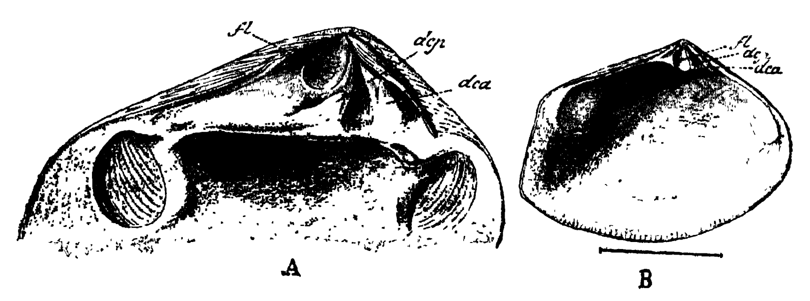


Fig. 304. — *Crassatella tumida* Lk. Lutétien. — A, adulte ; B, jeune, valves gauches. — *dca*, *dcp*, dents cardinales antérieure et postérieure ; *fl*, fossette ligamentaire (d'apres nature).

la disposition des dents les rapproche en effet des Cardites, et les ornements concentriques des Astartes. Mais, par une exception unique dans toute la série des formes sinupalléales, le ligament est interne et logé dans une fossette entre les dents cardinales.

6e FAMILLE. — CARDINIIDÉS.

Zittel a constitué avec raison une famille distincte pour des formes allongées, caractérisées par la grande réduction des dents cardinales. Le genre *Cardinia* Ag. (Trias-Bathonien) présente à la valve droite 1DLA, à la gauche 1DLP. De plus il existe parfois des dents cardinales très peu développées. Le genre *Trigonodus* Sandb., du Trias, où les dents cardinales sont plus distinctes, fait la transition aux Cyprinidés dont ce groupe dérive probablement.

Les formes paléozoïques suivantes sont rapportées tantôt aux Unionidés, tantôt aux Cardiniidés : dans les deux cas elles seraient les formes ancestrales communes des deux groupes (Pohly, Zittel).

La plus ancienne de ces formes douteuses est *Guerangeria* Œhl. (Silurien et Dévonien), pourvu seulement d'une dent cardinale saillante à la valve droite et d'une fossette correspondante à la valve gauche.

Dans le Carbonifère se trouve en abondance *Anthracosia* King, caractérisé par une forte dent cardinale recourbée à chaque valve. Ce fossile est très commun dans les lits de schistes et de calcaire qui alternent avec les bancs de houille ; chez *Carbonicola* M'Coy (Dévonien-Carbonifère) s'ajoutent de longues lamelles latérales.

7e FAMILLE. — UNIONIDÉS.

Cette famille est si étendue et présente des formes si diverses, reliées par des transitions, qu'il est impossible d'indiquer des caractères absolus autres que l'absence de byssus, la présence d'un fort épiderme et d'une épaisse couche de nacre. Il existe un court siphon anal, et parfois un court siphon branchial qui peut manquer complètement. L'impression palléale est entière. Les formes normales sont allongées, ovales, dimyaires, à ligament externe. Ordinairement l'un des muscles d'attache du sac viscéral laisse en dedans de l'adducteur antérieur une impression semi-lunaire profonde, et l'autre muscle d'attache (muscle sous-umbonal) laisse parfois une impression près du plateau cardinal (*Spatha*). Le crochet est souvent corrodé.

La charnière est très variable, ce qui explique la difficulté que l'on éprouve à déterminer les véritables affinités des Unionidés. Le genre *Unio* Philipsson (fig. 305) a une charnière hétérodonte : la valve gauche a en effet 1DLA, 1DC, 2DLP. La valve droite a 2DLA, 1DLP. Les DLP des deux valves sont très

longues, lamelliformes. Chez *Castalia* Lk, les dents sont crénelées et la cardinale, qui existe seulement à la valve gauche, est divisée : la charnière appartient au type schizodonte et il semble qu'il y ait là un passage aux Trigonies. D'autre part, *Pliodon* Conr. présente des crénelures nombreuses rappelant de loin le type taxodonte. Enfin *Anodonta* est complètement dépourvu de dents.

Ces variations profondes ne me semblent pas impliquer pour les Unionidés une origine polyphylétique. D'abord, il est facile de s'assurer que la charnière coupante et sans dents d'*Anodonta* résulte d'un simple avortement des dents d'*Unio*. On connaît, en effet, de nombreux termes de passage et d'ailleurs *Anodonta*

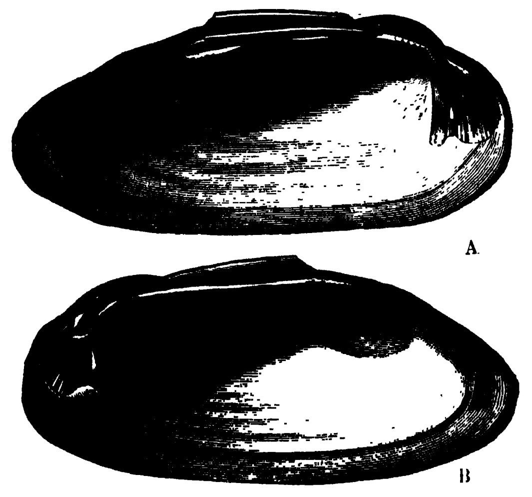


Fig. 305. — *Unio pictorum* L. Actuel. — A, valve gauche ; B, valve droite.

date de l'Éocène et du groupe de Laramie, tandis qu'*Unio* est bien antérieur (Trias).

En second lieu, l'analogie des *Pliodon* avec les Taxodontes n'est qu'apparente. Même à première vue, on ne peut confondre les plissements irréguliers, souvent bifurqués, des Unionidés à charnières crénelées avec les dents régulières et aiguës des Arcidés ou des Nuculidés. Il y a encore de nombreux termes de passage où les plissements sont peu indiqués et où existent les dents latérales normales. Ces formes sont d'ailleurs toutes actuelles.

L'analogie de la charnière de *Castalia* avec celle des *Trigonidés* prouverait, d'après Neumayr (1), que ces derniers seraient

(1) Neumayr, *Ueber die Herkunft der Unioniden. Sitzb. Wiener, Akad,* 1889 Bd. 98.

des ancêtres directs des Unionidés : cette hypothèse s'appuie sur le fait que, dans le très jeune âge, *Castalia cordata* et d'autres Unionidés ont une forme de coquille et des ornements semblables à ceux des Trigonies, ce qui ne pourrait s'expliquer par des phénomènes de convergence dus à l'action du milieu, puisqu'il s'agit de formes bien éloignées de l'état adulte. Cette opinion, soutenue aussi par Steinmann, n'est pas acceptée en France. Elle a contre elle le fait que *Castalia* est un genre récent, tandis que les *Unio* du type Hétérodonte datent du Trias, ou tout au moins du Purbeckien.

On tend plutôt en France à considérer les Unionidés comme dérivant des formes paléozoïques signalées à propos des Cardiniidés, et qui en diffèrent surtout par l'absence de nacre et d'impressions musculaires accessoires. Toutes ces formes anciennes sont marines ou saumâtres.

Uniona Pohlig du Trias est le premier Unionidé bien caractérisé. On trouve à la valve droite 2DC, 1DLP, à la gauche 1DC, 2DLP. Il existe des impressions musculaires accessoires.

Les Unionidés typiques avec leur coquille nacrée datent du Purbeckien (*Unio porrectus* Sow.). Ils sont communs dans les couches lacustres du Crétacé et du Tertiaire, et se trouvent répandus aujourd'hui partout dans les eaux douces. Peu de genres ont été l'objet de démembrements aussi nombreux et aussi regrettables que le genre *Unio*.

Les Unionidés des couches à Congéries du Miocène supérieur présentent un intérêt spécial (1). On n'y trouve pas moins de cent espèces. Beaucoup d'entre elles présentent de fortes côtes ou des tubercules qui ne se rencontrent pas d'ordinaire dans les espèces d'eau douce; toutefois, il est à remarquer qu'à l'époque actuelle les formes des grands lacs d'Afrique et des grands fleuves d'Amérique et de Chine ont aussi ces ornements saillants caractéristiques.

On divise les Unionidés en 3 sous-familles :

1° Les Unioninés sont des formes libres, dépourvus de siphons, à bord palléal entier.

Ex : *Unio* Phil. Purbeckien, Actuel. — *Anodonta* Lk, Éocène, Actuel.

2° Chez les Mutelinés le bord palléal est soudé en arrière et il existe des siphons. Au point de vue de la forme extérieure, il y a parallélisme entre cette sous-famille et la précédente.

Genres *Mutela* Scop, *Pliodon* Conr. (Actuels), *Spatha* Lea, Danien de Fuveau et Actuel; *Castalia* Lk, Actuel.

3° Les Ætherinés sont des formes fixées, semblables aux *Unio* dans le jeune âge. Elles deviennent ensuite très irrégulières, ressemblant à des

(1) Mémoires récents : Penecke, *Beitr. zur Palæont. Öst. Ung.*, 1884. — Fontanes, *Arch. Mus. d'Hist. nat. de Lyon*, 1886.

Huîtres et perdent même leur muscle antérieur. C'est un cas curieux de convergence avec les Anisomyaires. G. *Mulleria* Fér., *Ætheria* Lk. (Actuel).

8e FAMILLE. — LUCINIDÉS.

Coquille épidermée présentant 2DC et 2DL très écartées, pouvant devenir obsolètes. Test souvent ponctué par suite d'adhérences multiples du manteau à la coquille. Ligament marginal. La lame externe de chaque branchie avorte complètement (Type *Dibranche* de Fischer, *Hémibranche* de Ménégaux).

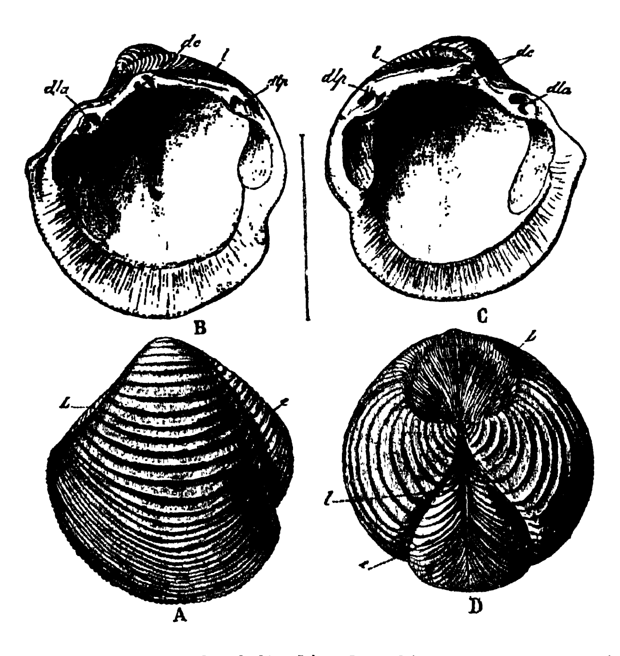


Fig. 306. — *Lucina columbella* Lk. Langhien. Saucats. — A, C, valve gauche ; B, valve droite ; D, ensemble de la coquille vue par la région cardinale ; *dc*, dents cardinales ; *dla*, *dlp*, dents latérales antérieure et postérieure ; *l*, ligament ; *l*, lunule ; *e*, écusson (d'après nature).

Les caractères de cette famille sont assez peu précis et il existe des termes de passage entre les formes éloignées.

Lucina Brug. (fig. 306). Coquille orbiculaire, à lunule et corselet bien marqués. Les dents peuvent parfois s'atrophier à l'état adulte (Ex. *L. gigantea*). L'impression musculaire antérieure, très allongée, placée tout entière à l'intérieur de l'impression palléale, fournit un bon caractère de ce genre très variable. Souvent un sillon marqué va du crochet au bord ventral.

Des formes douteuses, ressemblant aux Lucines, ont été dé-

crites dans le Silurien et le Dévonien. La première Lucine authentique date du Permien (Waagen). Le genre est abondant dans le Tertiaire et à l'époque actuelle.

Corbis Cuvier (*Fimbria* Megerle). L'impression palléale est tangente à l'impression musculaire antérieure comme d'habitude. Ornements treillissés. Forme ovale. Le sous-genre *Corbicella* Mor. et L. qui précède *Corbis* dans le Jurassique n'a pas de DLA ni de stries rayonnantes.

9e FAMILLE. — CARDIIDÉS.

Les Cardiidés constituent une famille étendue et polymorphe. Coquille équivalve, à côtes rayonnantes, à bords crénelés,

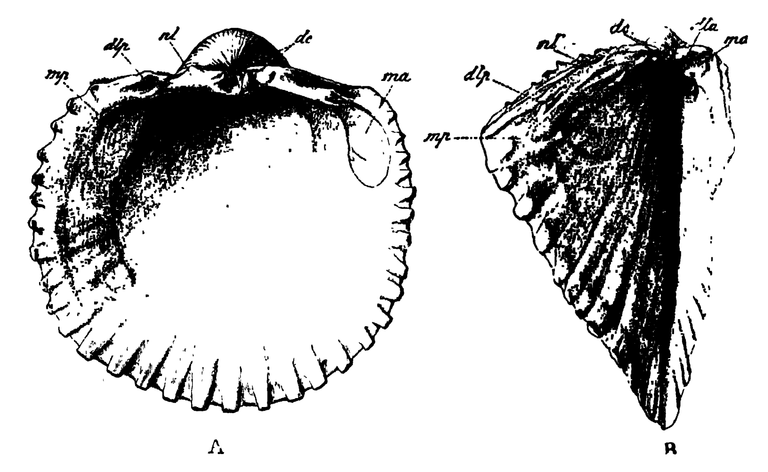


Fig. 307. — Cardiidés. — A, *Cardium porulosum* Lk. Lutétien. — B, *Lithocardium aviculare* Lk. Lutétien. Valves droites ; *dc*, dents cardinales ; *dla*, *dlp*, dents latérales antérieure et postérieure ; *ma*, *mp*, impressions musculaires antérieure et postérieure ; *nl*, nymphe ligamentaire.

2DC coniques, 2DL éloignées, coniques, pouvant manquer. Impression cardinale normalement entière. Il existe deux siphons généralement courts. Chez quelques formes à très longs siphons, l'impression palléale est fortement échancrée (*Adacna*). Les branchies sont fortement plissées.

Dès le Silurien, on rencontre des formes analogues extérieurement aux *Cardium*. Leur charnière est en général inconnue, mais nous avons vu que dans d'autres cas elle appartenait au type Cryptodonte. Suivant Neumayr, il n'existe pas de véritable Cardiidé dans les couches Paléozoïques. Le représentant authentique le plus ancien, *Protocardia* Beyr., date du Rhétien : il est remarquable par la présence de stries concentriques dans la

partie antérieure de la coquille, et de fortes côtes dans la région postérieure.

Cardium L. (fig. 307, A) a les crochets saillants, les côtes radiales épaisses, parfois épineuses, la ligne cardinale courbe (Jurassique-actuel).

Parmi les nombreux genres voisins, nous citerons seulement *Lithocardium*, où la charnière est droite, et la coquille très longue, carénée (Éocène, fig. 307, B).

Les *Cardium*, avec de nombreux sous-genres et genres voisins, sont marins. Mais toute une section des Cardiidés, les LIMNOCARDIINÉS, sont saumâtres. Ils apparaissent dans le Miocène inférieur de Souabe, jouent un grand rôle dans les couches Sarmatiques et existent encore dans le lac d'Aral et la mer Caspienne. Ces formes sont remarquables par leur très grande variabilité déterminée par les variations des conditions extérieures ; d'une manière générale, le groupe tend à s'éloigner des *Cardium* par l'apparition d'un sinus palléal et la réduction des dents. Quand tous ces caractères sont réalisés, la coquille, si elle est mince et perd ses côtes, ressemble un peu à celle d'une Pholadomye (*Adacna vitrea*). D'autres fois, les côtes deviennent au contraire énormes. Neumayr a mis en évidence ce fait curieux et inattendu, que la déssalure de l'eau ne produisait nullement des variations dans une direction déterminée : les formes les plus éloignées se rencontrent côte à côte.

Les genres principaux des Limnocardiinés sont :

Didacna Eichw. 2DC. Siphons courts, pas de sinus palléal.

Monodacna Eichw. 1DC. Sinus palléal faible.

Adacna Eichw. Pas de dents, siphons très longs ; sinus profond.

Byssocardium Mun. Ch. est un type intéressant qui conduit des *Lithocardium* aux Tridacnidés. Le muscle postérieur tend à se rapprocher du centre et le muscle antérieur de la dent latérale ; le crochet est terminal, la région antérieure de la coquille est tronquée et laisse un large sinus byssal (Éocène, Oligocène).

Les genres *Tridacna* Brug. et *Hippopus* Lk., pour lesquels on fait souvent une famille spéciale, ne sont pas connus à l'état fossile (Neumayr). Chez *Hippopus* le muscle postérieur est central et simple; chez *Tridacna* il est divisé. Le muscle antérieur a passé complètement sur le plateau cardinal et est très réduit. Ces Bivalves qui atteignent une grande dimension, sont communs surtout dans les récifs.

Nous laissons avec doute près des Cardiidés deux petites familles paléozoïques très aberrantes où la charnière n'est pas encore suffisamment connue.

Les LUNULICARDIIDÉS ont une forme triangulaire, inéquivalve, très inéquilatérale, dont le côté antérieur est profondément tronqué. *Lunulicardium* Münst. (Silurien, Dévonien). Charnière inconnue.

Les CONODARDIIDÉS (1) sont plus étranges et doivent même former, pour Neumayr, un ordre à part. La région cardinale se prolonge démesurément en formant en avant un tube étendu, dépourvu des ornements radiaux qui s'étendent sur le reste de la coquille. Le côté postérieur se prolonge en une aile plus courte et plus large, où se voient les ornements. Charnière présentant 1 DLA et de plus 1 DC rudimentaire. — *Conocardium* Bronn, nombreuses espèces du Silurien au Carbonifère. Il existe, d'après Neumayr, des transitions de ce type au précédent.

Formes à siphons bien développés, déterminant un sinus palléal. Ligament en général externe. Coquille en général équivalve, close. (Hétérodontes sinupalléaux.)

10ᵉ FAMILLE. — VÉNÉRIDÉS.

Charnière forte : 2-3 DC; DL non constantes. Lunule bien marquée.

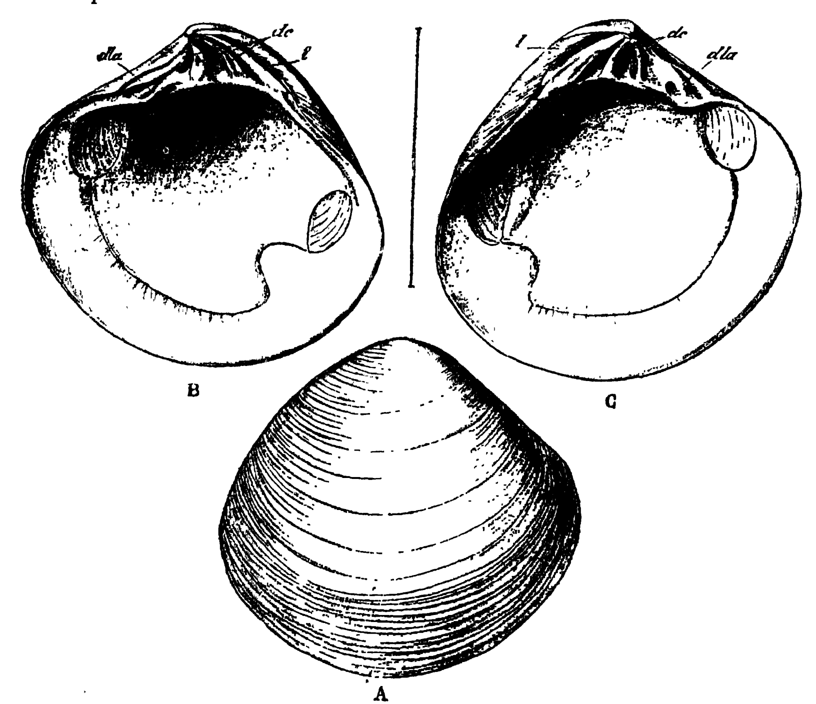


Fig. 308. — *Cytherea semisulcata* k L. Lutétien. — A, B, valve droite; C, valve gauche (d'après nature).

Cette famille débute dans des terrains secondaires à partir du

(1) Barrande, *loc. cit.* — De Koninck, *Ann. Mus. de Belgique*, XI, p. 99. — Halfar, *Z. der d. g. G.*, 1882.

Lias par des formes arrondies, à sinus palléal et lunule très faiblement marqués qui semblent faire le passage aux Cyprinidés. Ce sont les genres *Pronoe* Ag. (Jurassique) et *Cyprimeria* Conr. *Cyprimeria* semble avoir donné naissance à *Dosinia* Scop., qui a la même forme orbiculaire et ressemble extérieurement à une Lucine. Mais ici le sinus palléal est très profond et la lunule

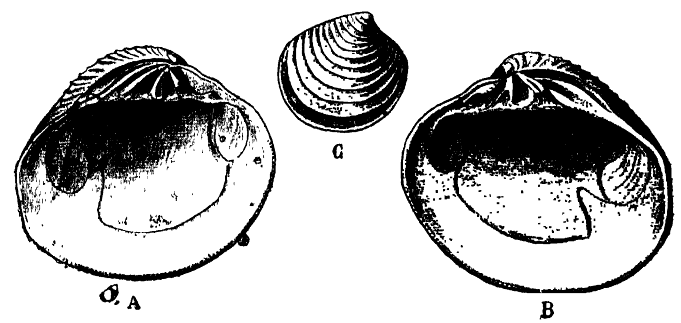


Fig. 309. — *Venus multilamella* Lk. Pliocène (HOERNES).

bien marquée, 3 DC; à gauche, 1 DLA; à droite, 2 DLA rudimentaire (Crétacé, Actuel).

Une seconde série de Vénéridés, dérivant aussi de *Pronoe* est caractérisée par la forme ovale de la coquille. Le sinus palléal est très marqué en général.

Cytherea Lk. (*Meretrix* Lk.). La coquille est lisse ou marquée de stries concentriques, le bord de la coquille est lisse. 3 DC; de plus, 1 DLA arrivant jusqu'au crochet, parfois des traces d'une DLP. (Jurassique. Actuel). Très nombreuses espèces dans le Tertiaire.

Circea Schum. (Tertiaire, Actuel) a la même charnière que *Cytherea*, mais est remarquable par l'absence totale ou presque totale de sinus palléal.

Fig. 310. — *Tapes gregaria* Partsch. Sarmatique (HOERNES).

Venus L. (fig. 309) diffère de *Cytherea* par l'absence de DL. Les côtes concentriques sont parfois très saillantes; le bord des valves est finement crénelé. Il est possible qu'à diverses époques des Cythérées aient donné naissance à des formes diverses rangées dans le genre *Venus*, par simple avortement des dents latérales.

Tapes Meg. a la coquille plus allongée que *Venus*; le plateau cardinal est plus réduit et porte 3 DC grêles, rapprochées, visiblement bifides. Des termes de transitions existent entre *Venus* et *Tapes*. L'animal est byssifère. Crétacé, Actuel (fig. 310).

Venerupis Lk. est une forme perforante, byssifère, souvent irrégulière, déformée. La charnière est celle de *Tapes* (Crétacé, Actuel).

11e FAMILLE. — TELLINIDÉS.

Les Tellinidés sont assez voisins des Vénéridés et en dérivent probablement.

La coquille est ovale, plus ou moins allongée, à crochets peu développés. Elle est lisse, à bords non crénelés. Le plateau cardinal peu développé porte 1-3 DC et des DL pouvant manquer. Les siphons sont très longs et séparés, le sinus palléal profond, les branchies lisses. Chez les Tellinés et les formes voisines, la lame externe de chaque branchie avorte plus ou moins complètement comme chez les Lucinidés (*Dibranches* de M. Fischer).

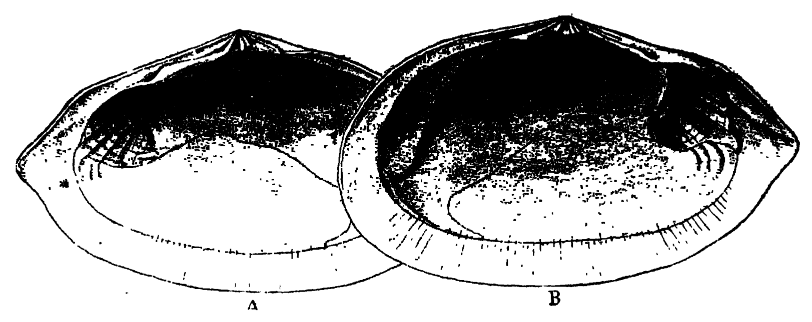


Fig. 311. — *Tellina planata* L. Langhien-Astien. — A, valve gauche B, valve droite (Hœrnes).

Au contraire, chez les Psammobies, cette lame externe persiste, quoique réduite.

Dans cette famille on peut suivre la continuation du processus de régression des dents déjà indiqué chez les Vénéridés. En comparant *Tapes* et *Asaphis* Modeer (Éocène, Actuel), on voit que la 2e DC de la valve droite et la 1re DC de la valve gauche avortent chez *Asaphis*. *Tellina* L. (fig. 311), qui a aussi normalement 2 DC à chaque valve (dont l'une bifide), perd parfois l'une ou l'autre. De plus, dans ce genre il peut aussi exister ou non 1 DLA et 1 DLP. Ces dernières disparaissent chez *Gastrana* Schum. (*Capsa* p. p. Lk.). De même *Psammobia* Lk. a normalement 2 DC, sans DL ; l'une d'elles avorte souvent à chaque valve (fig. 312).

Tellina L. est subtrigone et présente un faible pli oblique allant du crochet au bord postérieur. La coquille est subéqui-

valve. *Psammobia* a la coquille allongée, très aplatie, transversalement, bâillant faiblement en avant et en arrière. Ces deux

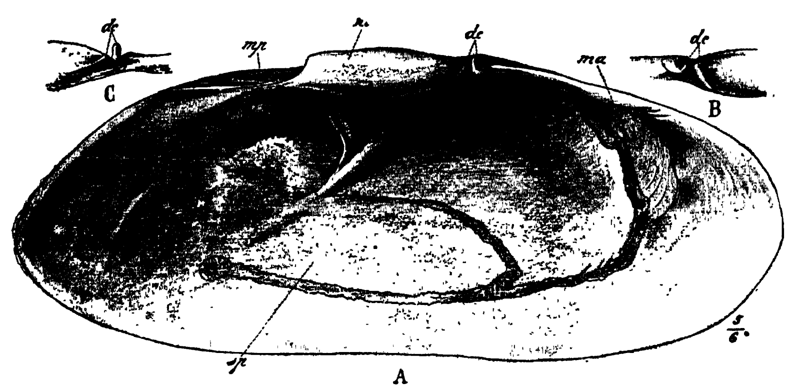


Fig. 312. — *Psammobia Labordei* Bast. — A, valve gauche ; B, C, détails de la charnière des valves droite (B) et gauche (C). — *dc*, dents cardinales ; *ma*, *mp*, impressions musculaires ; *nl*, nymphe ligamentaire ; *sp*, sinus palléal (Hœrnes).

formes sont très communes dans le Tertiaire et à l'époque actuelle. Elles apparaissent peut-être dans le Crétacé.

12e FAMILLE. — SCROBICULARIDÉS.

Les *Scrobicularidés* ne sont que des Tellinidés où une portion du ligament est restée *interne*, logée dans une fossette. La forme extérieure reproduit les mêmes aspects que chez les Tellinidés et les DC présentent les mêmes cas de réduction (Fischer). Ainsi les espèces anciennes (Éocène) des 3 genres *Semele* Schum., *Syndesmya* Reil et *Scrobicularia* Schum., ont 2 DC à chaque valve ; il existe aussi parfois des DL.

13e FAMILLE. — DONACIDÉS.

Les Donacidés, très voisins des Tellinidés, en diffèrent surtout en ce que la coquille est allongée *en avant*, fait rare chez les Lamellibranches. Branchie complète, lisse. Pas de byssus. Bord des valves crénelé. A chaque valve, 1 DLA, 2 DC, 1 DLP.

Donax L. (Crétacé, Tertiaire, Actuel).

Les *Mesodesmatidés* sont probablement des Donacidés à ligament interne. Les dents semblent toutefois différentes, mais il existe des transitions. *Mesodesma* Desh. (Tertiaire, Actuel).

14e FAMILLE. — SOLÉNIDÉS.

L'allongement transversal de la coquille, que nous avons vu s'annoncer chez *Tapes*, s'accuser ensuite chez *Tellina* et *Psam-*

mobia, s'exagère encore chez les *Solénidés* qui sont les plus longs des Acéphales. En même temps la coquille devient progressivement bâillante et tronquée aux deux extrémités; le pied augmente beaucoup en longueur et en force. Les transitions entre *Tellina* et *Solen* sont à cet égard tout à fait graduelles. *Solecurtus* Bl. (Crétacé, Actuel), a une forme ovale allongée, arrondie à son extrémité, le crochet est presque médian. Le côté postérieur s'allonge chez *Cultellus* Schum. (Éocène, Actuel) et plus encore chez *Solen* L., ss. str. (Tertiaire, Actuel). La coquille, au lieu d'être droite, est arquée chez *Siliqua* Meg. (Crétacé, Actuel) et *Ensis* Schum. (Actuel) qui est très allongé.

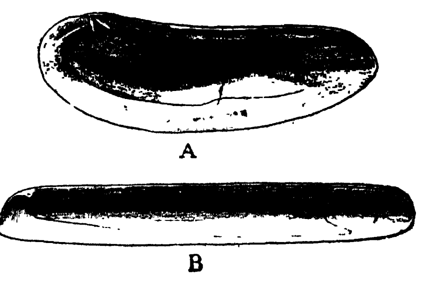


Fig. 313. — Solénidés. — A, *Cultellus grignonensis* Desh. Lutétien. — B. *Solen gracilis* Sow. Lutétien (Deshayes).

La charnière, assez variable, porte en général 2 DC à la valve droite, et 2-3 DC à la valve gauche. Chez *Solen* seulement il n'y a qu'une dent à chaque valve.

15e FAMILLE. — MACTRIDÉS.

Coquille équivalve, ovale, subtrigone Ligament divisé en deux portions : une externe, marginale courte; l'autre triangulaire, logée dans une fossette de chaque valve. La valve droite a 2 DC divergentes, la postérieure bordant la fossette ligamentaire ; entre les deux s'engage une DC de la valve gauche, plus ou moins profondément bifides. DL variables. Animal très analogue aux Vénéridés.

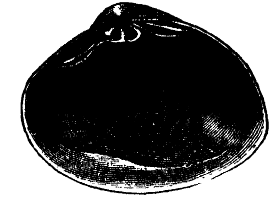


Fig. 314. — *Mactra podolica* Eichw. Sarmatique (Hoernes).

Mactra L., le genre le plus ancien de la famille, est celui où les dents sont plus développées : il existe à la valve droite 2 DLA et 2 DLP, et à la valve gauche 1 DLA et 1 DLP très saillantes, lamellaires. Coquille peu ou point bâillante. (Kimmeridgien (?) Crétacé moyen, Actuel).

Chez *Eastonia* Gray (Miocène, Actuel), les DL se rapprochent du ligament externe et se réduisent. Enfin chez *Lutraria* Lk. (Miocène, Actuel), les DL sont rudimentaires : on trouve des

traces de DLA à la valve droite et de DLP à la valve gauche. La coquille est allongée, très bâillante.

Formes à siphons très développés, soudés en partie, épidermés en général. Sinus palléal profond. Ligament interne, au moins en grande partie, amenant la réduction plus ou moins prononcée des deux dents. Coquille bâillante (Desmodontes pro parte).

16[e] FAMILLE. — MYIDÉS.

Coquille non nacrée. Ligament interne porté à la valve gauche par un cuilleron saillant et large, logé à la valve droite dans un enfoncement du plateau cardinal.

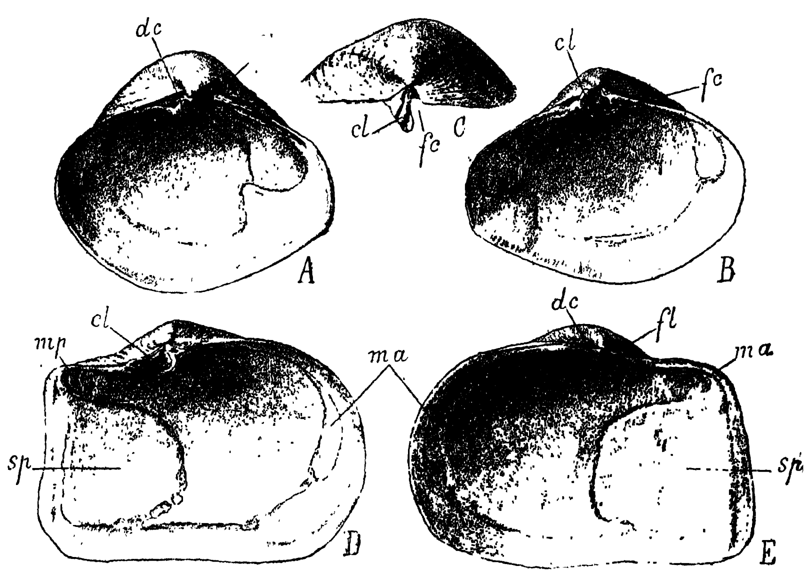


Fig. 315. — A, B, C, *Corbula gallica* Lk. Lutétien. A, valve droite; B, C, valve gauche; en B, le cuilleron est vu en raccourci. — D, E, *Mya truncata* L. Quaternaire, Actuel. — E, valve droite; D, valve gauche. — *dc*, dent cardinale; *cl*, cuilleron ligamentaire; *fl*, fossette ligamentaire; *ma*, *mp*, muscle antérieur et postérieur; *sp*, sinus palléal (d'après nature).

Chez *Mya*, cette cavité de la valve droite refoule profondément le plateau cardinal, qui reste cependant distinct du reste de la coquille. Elle est bordée en avant par une dent cardinale peu saillante. La cavité ligamentaire se creuse beaucoup plus profondément chez *Corbula*, où le bord cardinal est à peine visible sous le crochet: d'autre part, la dent cardinale devient plus saillante et recourbée. A la valve gauche, le cuilleron est chez *Mya* très large, bordé de nymphes peu saillantes. Chez

Corbula il devient aigu et occupe la moitié antérieure d'une saillie dentiforme qui va se loger dans la fossette correspondante de l'autre valve. A côté, se creuse une fossette cardinale profonde où est reçue la dent cardinale opposée. *Corbulomya* Nyst. fait à divers égards la transition entre *Mya* et *Corbula*.

Mya L. a la coquille fortement bâillante, surtout en arrière. Le sinus palléal est profondément marqué. Il l'est très peu au contraire chez *Corbula* Brug., forme non bâillante, inéquivalve, où la valve droite déborde la valve gauche tout le long du bord ventral. Ces deux genres saumâtres et marins sont très répandus aux époques Tertiaire et Actuelle (fig. 315).

17e FAMILLE. — ANATINIDÉS.

Coquille mince, allongée, nacrée (sauf chez *Thracia*), tronquée en arrière. Le ligament contient à son intérieur une petite pièce calcaire (osselet) souvent conservé par la fossilisation. Il est porté par un cuilleron, présent à chaque valve, et protégé par des nymphes saillantes. Le cuilleron est large, à bords libres, chez *Anatina*. Il se dirige obliquement en arrière, et sa nymphe postérieure se soude au bord cardinal, en laissant un simple sillon chez *Thracia*. Chez *Lyonsia* et *Pandora*, le ligament est logé dans un sillon très oblique, presque marginal. *Lyonsia* est dépourvu de dents, tandis que *Pandora* présente une forte DC en avant du ligament, à chaque valve.

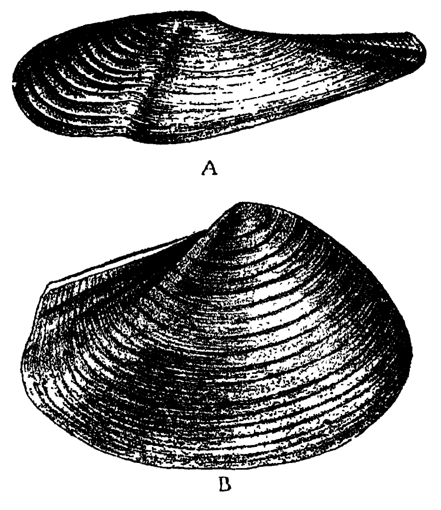


Fig. 316. — A, *Anatina Astieriana* d'Orb. Néocomien (D'ORBIGNY). — B, *Thracia incerta* Ag. Portlandien, Porrentruy (ZITTEL).

Les 3 genres dont l'anatomie est connue, *Lyonsia*, *Thracia*, *Pandora*, ont de grandes affinités. Ils sont *hermaphrodites;* la lame externe de chaque branchie manque de feuillet réfléchi.

Anatina Lk. a une forme très allongée; les crochets sont fissurés. Jurassique-Actuel (fig. 316, A).

Thracia Leach. Coquille plus raccourcie, inéquivalve. Trias-Actuel (fig. 316, B).

Lyonsia Turton. Coquille ovale, un peu inéquivalve (Tertiaire-Actuel).

Pandora Brug. est subtrigone ou en forme de croissant, très inéquivalve : la valve gauche est très convexe, la valve droite presque plane (Crétacé-Actuel). Ces deux derniers genres sont, pour Fischer, les types de familles distinctes.

Ici se placent les deux petites familles des Poromyidés et des Cuspidariidés où l'ensemble des deux branchies est transformé en une cloison musculaire perforée, s'étendant d'un lobe à l'autre du manteau, divisant ainsi la cavité palléale en deux étages, l'un dorsal, l'autre ventral. La charnière de *Cuspidaria* Nardo (*Neæra* Gray) est celle des Anatines. Celle de *Poromya* diffère par la présence de dents cardinales et d'une portion externe du ligament. Le sinus palléal n'est pas marqué dans ce genre. Ces formes sont tertiaires et actuelles. Pelseneer a fondé pour elles l'ordre des *Septibranches*.

18e FAMILLE. — GLYCIMERIDÉS.

Coquille très allongée, bâillante aux deux extrémités, tronquée en arrière.

Ligament externe en grande partie protégé par des nymphes puissantes; une petite portion du ligament est interne et en avant se trouve à chaque valve une dent aiguë.

Glycimeris Lk. (*Panopea* Ménard) est une forme libre, atteignant souvent une grande taille (Tertiaire, Actuel).

Saxicava Fl. de Bellev. est une forme perforante, ou bien vivant attachée par son byssus dans des anfractuosités naturelles des rochers. Par suite, la forme peut devenir très irrégulière. La charnière présente à chaque valve dans le jeune âge 2 dents qui disparaissent chez l'adulte. L'impression palléale est discontinue (Tertiaire, Actuel).

19e FAMILLE. — PHOLADOMYIDÉS.

Charnière dépourvue de dents; ligament externe.

Coquille mince, équivalve ou un peu inéquivalve, bâillante en avant et en arrière.

Cette famille qui joue un très grand rôle à l'époque secondaire, commence dans le Muschelkalk par *Arcomya* Ag. qui est lisse ou finement granulé; ce genre se poursuit dans le tertiaire.

Pholadomya Sow. (1), le genre le plus important, apparaît dans le Lias inférieur par des formes presque lisses, allongées, ressemblant à *Arcomya*. Bientôt les ornements deviennent plus

(1) Mösch, Monogr. der Pholadomyen. *Abh. Schweiz. pal. Ges.*, I et II.

saillants. Ce sont en général des côtes rayonnantes, souvent coupées par des stries concentriques ou des plis déterminant des tubercules saillants. La coquille très mince est rarement conservée (fig. 317). La forme est assez variable. On distingue principalement des espèces allongées, à crochets peu saillants, et des espèces courtes, subtrigones, à crochets saillants. Les Pholadomyes sont représentées par un très grand nombre d'espèces dans le Jurassique; elles décroissent déjà dans le Crétacé, deviennent rares dans le Tertiaire, et ne sont plus représentées actuellement que par trois espèces. L'animal de *P. candida* Sow. montre les affinités du groupe avec les Panopées et les Anatines.

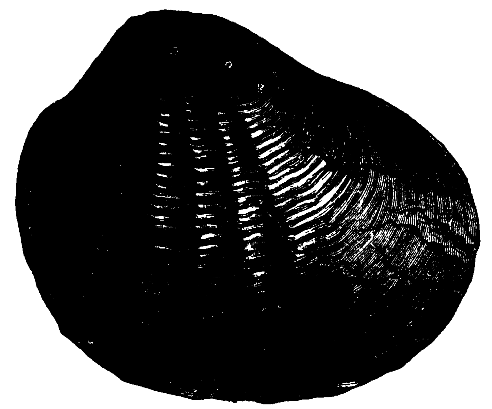


Fig. 317. — *Pholadomya Murchisoni* Ag. Jurassique moyen (NEUMAYR).

Goniomya Ag. (Lias-Crétacé) se reconnaît facilement à ses côtes figurant des V dont la pointe est tournée vers le bord ventral.

On fait parfois une famille distincte (CEROMYIDÉS) pour les genres *Ceromya* Ag. (Jurassique) et *Gresslya* Ag. (Trias-Jurassique). La valve droite déborde un peu sur la gauche du côté cardinal; le plateau cardinal s'épaissit et porte à chaque valve une callosité et une dépression. Crochets saillants, inégaux. Nymphe ligamentaire très saillante. *Ceromya* est très bombé, subquadrangulaire (fig. 318), *Gresslya* au contraire est allongé, plus aplati.

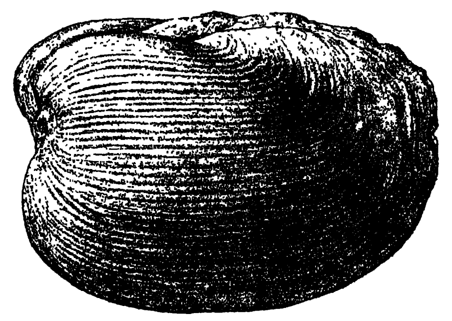


Fig. 318. — *Ceromya excentrica* Ag. Kimmeridgien (Coll. pal. du Muséum).

Pleuromya Ag. (Trias-Crétacé) rattache les Pholadomyidés aux familles voisines : il existe en effet à chaque valve une petite saillie dentiforme; ces deux saillies ne se touchent pas et laissent

entre elles un espace qui devait loger une faible portion du ligament. Le ligament externe est d'ailleurs très développé, protégé par des nymphes puissantes.

Les familles qui suivent comprennent les formes les plus spécialisées des Lamellibranches, celles où le type morphologique est le plus modifié, sans qu'il soit cependant bien difficile de le retrouver. Ces formes se rattachent, par des liens phylogénétiques évidents, à l'ensemble du groupe des formes à longs siphons et à ligament interne (Desmodontes).

20e FAMILLE. — GASTROCHÉNIDÉS.

Dans les dernières familles étudiées, les siphons sont très volumineux, plus ou moins soudés, très peu rétractiles et recouverts d'un épiderme commun très épais. Le tube ainsi formé s'encroûte de calcaire chez les Gastrochénidés et devient fixe. Une partie des organes (branchies) vient se prolonger à leur intérieur. On conçoit que cette modification s'oppose à des mouvements rapides de l'animal : elle est liée au fait que les formes en question sont perforantes et percent dans les roches, les coquilles ou les coraux, des galeries souvent allongées, par un procédé d'ailleurs inconnu.

Quant à la coquille normale, elle se réduit à mesure que le tube se développe.

Les *Gastrochénidés* présentent tous les degrés dans le développement de ce processus. La coquille normale est relativement forte, équivalve, largement bâillante des deux côtés; les crochets sont réduits, les dents rudimentaires ou nulles; il existe encore un ligament externe. Ces formes paraissent se rapprocher des *Glycimeris* et des *Saxicava* (Fischer).

Chez *Gastrochæna* Spengler, le tube siphonal n'est pas toujours encroûté de calcaire. Il est adhérent aux valves. La coquille est très largement bâillante en avant. On retrouve souvent le moule interne du tube siphonal et de la coquille. Permien (?), Trias-Tertiaire, Actuel.

Chez *Fistulana* Brug., la coquille s'allonge, devient très étroite, perd ses dents. Le tube est toujours calcaire; il est droit, en forme de massue, non adhérent aux valves, son extrémité antérieure forme une calotte bombée. Un diaphragme perforé les partage en deux cavités (antérieure et postérieure). (Crétacé, *Éocène*, Actuel.

21e FAMILLE. — CLAVAGELLIDÉS.

Les *Clavagellidés* ont subi la même adaptation que les Gastrochénidés, mais ils en diffèrent par des caractères anatomiques importants et dérivent de la famille des Anatinidés, comme le montrent leur anatomie et leur embryogénie.

Le développement éclaircit à la fois le processus de spécialisation et l'origine phylétique du groupe : l'embryon est d'abord simplement bivalve et ressemble à *Lyonsia*. Plus tard les siphons s'entourent d'un tube qui grandit et se ferme peu à peu à son extrémité antérieure en ménageant une simple fente.

Chez *Clavagella* Lk., la valve gauche est soudée au tube, la

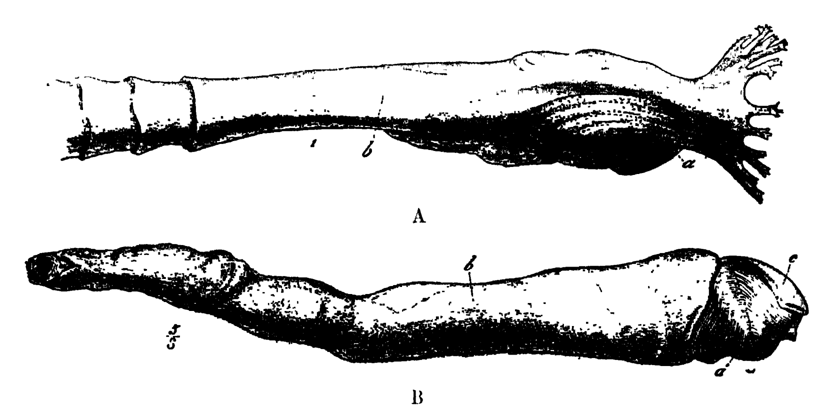


Fig. 319. — Lamellibranches tubicoles. — A. *Clavagella Caillati* Desh. Lutétien. — B, *Teredina personata* Lk. Suessonien, Mont-Bernon. — *a*, valves de la coquille ; *b*, tube calcaire (Deshayes).

droite restant libre à l'intérieur du tube. Une dent cardinale et une nymphe ligamentaire se voient encore à l'état rudimentaire. L'extrémité antérieure du tube, par où l'animal se fixe, présente souvent des prolongements radiciformes creux (Crétacé-Actuel).

Aspergillum Lk. (Miocène? Pliocène, Actuel) est le type le plus curieux et le plus spécialisé des Lamellibranches : presque tout le corps a passé dans le tube siphonal. Les deux valves très petites sont soudées au tube et visibles à l'extérieur. Le tube est fermé à sa partie antérieure, qui est fixée au sol ou aux corps étrangers, et présente des expansions radiciformes. L'extrémité antérieure présente une calotte perforée de nombreux trous dont le bord s'allonge en tubes. Au centre est une petite fente correspondant à l'orifice pédieux du manteau. Le

pourtour de cette calotte est orné de longs tubes calcaires dichotomes formant une couronne dont le rôle est inconnu.

Formes dépourvues de ligaments, siphonées, bâillantes, perforantes (Adesmacés).

22ᵉ FAMILLE. — PHOLADIDÉS.

Les deux familles qui suivent, réunies par de Blainville sous le nom d'*Adesmacés*, offrent une exception très remarquable dans la classe des Lamellibranches : la coquille est dépourvue de ligament à l'état adulte. Néanmoins chez les Pholadidés la coquille peut encore s'ouvrir, très faiblement il est vrai, par suite d'une adaptation très curieuse. Le test se replie sur lui-même dans la région cardinale, et forme une duplicature appelée *processus umbonal*, qui recouvre complètement le crochet ; la couche porcelanée est située naturellement en dessus. Les deux valves ne sont par suite pas articulées, et les processus des deux valves ne se touchent qu'en une région peu étendue. Ces surfaces servent à l'insertion d'un muscle impair, transverse, qui, étant situé en dehors de la surface de contact des valves, aura pour effet, par sa contraction, d'entr'ouvrir la coquille. Ce muscle n'est naturellement pas recouvert par la coquille. Il se développe à sa surface des plaques calcaires, ayant pour rôle de la protéger. Dans le cas le plus simple (*Pholas candida*, *Martesia*), il existe une plaque unique, médiane, lancéolée ou circulaire. Mais cette plaque peut se dédoubler, et il peut s'en produire encore quatre autres (*Pholas*, *Pholadidea*).

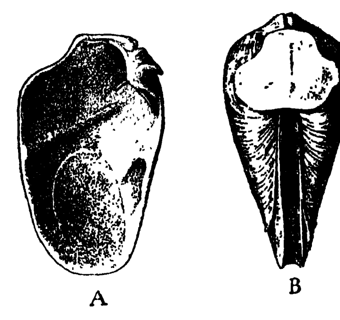


Fig. 320. — Pholadidés. — A, *Martesia proxima* Desh., valve droite montrant l'apophyse styliforme, l'impression musculaire postérieure et l'impression siphonale. — B, *M. elegans* Desh., coquille entière, montrant la plaque additionnelle.

Les valves des Pholadidés sont bâillantes en avant et en arrière. Elles le sont faiblement chez *Pholas*. Chez *Martesia*, le côté antérieur s'échancre beaucoup, mais l'échancrure est comblée par une production adventive, ou *callum*, qui complète chaque valve. En outre, de nouvelles plaques impaires très étroites se disposent sur la ligne dorsale et ventrale, dans l'épaisseur du tégument, entre les deux valves. Enfin chez *Pholadidea*,

outre ces productions, il apparaît un tube calcaire formé de deux pièces libres ou soudées, prolongeant postérieurement la coquille (*siphonoplaxes*).

Ajoutons enfin qu'à l'intérieur de la coquille se voit constamment un stylet grêle, partant de la profondeur du crochet (*apophyse styloïde*). Il sert à l'insertion des muscles rétracteurs du sac viscéral. Les deux impressions musculaires et l'impression siphonale, profonde, sont plus marquées. Extérieurement la coquille est ornée de côtes croisées déterminant sur la totalité (*Pholas*), ou sur la partie antérieure (*Martesia*) de la coquille, des saillies spiniformes qui dans le dernier cas sont fines et innombrables.

Les Pholadidés sont tous perforants; ils peuvent percer les roches les plus dures et vivent aussi dans le bois. Quelques espèces seulement sont fluviatiles.

Martesia Leach est connu depuis le Jurassique (Carbonifère?); *Pholas* Lister, depuis le Crétacé. *Pholadidea* Good. est actuel, *Jouannetia* des Moul. (Éocène-Actuel) est remarquable par sa forme presque sphérique et son callum énorme.

Teredina Lk. est une curieuse forme intermédiaire entre les Pholadidés et les Térédidés. La présence d'une plaque dorsale, couvrant les processus umbonaux, montre qu'il existait un muscle adducteur comme chez les Pholadidés; il y a aussi un callum. Mais la coquille, qui a la forme de celle des *Teredo*, est soudée à un tube adventif très long, contourné, correspondant aux siphonoplaxes de *Pholadidea*. Suessonien (*T. personata* Lk.) (fig. 319, B).

23e FAMILLE. — TÉRÉDIDÉS.

La coquille des Térédidés reste très petite par rapport à l'animal, dont la région siphonale s'allonge démesurément. Elle est dépourvue de muscle adducteur et de pièces accessoires, et reste libre à l'intérieur d'un tube adventif très long. L'animal creuse dans le bois de longues galeries.

Teredo L. est connu depuis le Jurassique et devient commun dans le Tertiaire.

Il est impossible d'établir la filiation des Pholadidés et des Térédidés avec les données paléontologiques actuelles : les formes antérieures au Tertiaire sont en effet rares. Le groupe dans son ensemble paraît très ancien : il semble exister des Pholades et des Tarets dès le Carbonifère. Les caractères anatomiques établissent des affinités avec les Myidés et les Glycimérides.

Groupe des Chamacés (1).

Lamellibranches inéquivalves, fixés par l'une des valves, dimyaires, asiphonés ou siphonés, à ligament externe, interne ou nul. Charnière ayant à une valve une dent entre deux fossettes, et à l'autre une fossette entre deux dents. Formes marines, à test épais, habitant les récifs et les rivages des mers chaudes.

Les caractères précédents ne semblent pas au premier abord indiquer un groupe notablement aberrant du reste de la classe ; et en fait, les Chamacés doivent être considérés comme des *Eulamellibranches*, *Hétérodontes*. Les formes les plus simples comme *Chama*, *Diceras*, s'écartent peu des types ordinaires des groupes. Mais au contraire les formes terminales de la série, comme *Hippurites* et *Radiolites*, connus sous le nom de *Rudistes*, présentent des particularités telles qu'on ne pourrait difficilement les faire rentrer dans le type Lamellibranche si les formes de passage n'étaient pas connues. Ces caractères spéciaux (forme générale, canaux du test, apophyses myophores, bandes siphonales) ne se rencontrent pas partout et ne peuvent donc entrer dans la diagnose générale.



Fig. 321. — *Chama lamellosa* Desh. Lutétien.

Une seule forme de Chamacés est actuellement vivante, c'est le genre *Chama*, le plus récent (Sénonien) et aussi le plus simple de la série (fig. 321). Il est peu différent des Cardiidés par l'ensemble de son organisation (ce fait est confirmé par les recherches récentes). Mais la charnière est au contraire notablement différente, et comme il n'existe pas de termes de passage, il n'est pas légitime de faire dériver *Chama*, et par suite le groupe entier, des Cardiidés, comme on le fait parfois.

Les Rudistes, termes extrêmes de la série, ont beaucoup intrigué les anciens Paléontologistes qui les ont placés dans les Céphalopodes, les Acéphales Monomyaires, les Brachiopodes, les Cirripèdes et même les Polypiers. C'est Deshayes qui a démontré en 1825 que ces formes aberrantes devaient être rapprochées des Chames dans la classe des Lamellibranches, mais cette opinion ne fut pas admise aussitôt sans contestation.

(1) Douvillé, *Bull. soc. géol. de Fr.*, 3e série, t. 14, 15, 16, 17 (1885-89) ; *Mém. soc. géol. Fr.* Paléont., t. 1, 3 (1890-93). — Munier-Chalmas, *Bull. soc. géol. Fr.*, 1872 et 1882.

Nous prendrons pour guides, dans les descriptions suivantes, les travaux que M. Douvillé poursuit depuis 1885 sur les admirables échantillons de l'École des mines.

Détermination des valves. — On sait qu'il ne peut exister aucun Lamellibranche rigoureusement symétrique, puisque les dents de chaque valve correspondent aux fossettes de la valve opposée. Dans la grande majorité des Hétérocardes, la charnière d'une même valve, droite ou gauche, présente des caractères constants dans chaque genre, mais il n'en est pas toujours ainsi. L'on sait depuis longtemps que dans le genre *Chama*, suivant les espèces, c'est tantôt la valve droite, tantôt la valve gauche qui est construite sur un même type déterminé. Si l'on compare la valve droite, par exemple, de *C. calcarata*, et la valve gauche de *C. fimbriata*, elles sont exactement symétriques l'une de l'autre, et inversement. On ne peut donc pas, dans le groupe que nous décrivons, indiquer, comme nous l'avons fait jusqu'ici, les caractères des valves droite et gauche. Dans le genre *Chama*, l'on a constaté que la valve fixée a toujours les mêmes caractères, qu'elle soit droite ou gauche. Mais ce fait n'est pas non plus constant pour tout le groupe des Chamacés; ainsi, tandis que la plupart des *Diceras* ont leur valve fixée homologue de la valve fixée des *Chama*, chez d'autres espèces comme *Diceras sinistrum*, c'est au contraire la valve libre qui est homologue de la précédente.

Pour éviter toute confusion, M. Munier-Chalmas a proposé en 1882 les dénominations suivantes. Il désigne sous le nom de *valve* α la valve libre de *Chama*, qu'elle soit droite ou gauche. Elle est caractérisée par le fait que, du côté antérieur, une fossette se trouve avant la première dent. (Nous rappelons que l'orientation de la coquille est déterminée par la situation du ligament en arrière du crochet.) Dans la *valve* β, la première dent cardinale est antérieure à la fossette.

Les valves α et β des autres formes sont définies par leur homologie avec celles des *Chama*. La valve α, dans les Chamacés, reste en général libre et présente les modifications les plus prononcées. La valve β, généralement fixée, est au contraire beaucoup plus constante.

On considère comme *normales* les formes où la valve α est la valve droite et β la valve gauche. et comme *inverses* celles où α est la valve gauche. L'enroulement des crochets n'est pas nécessairement lié à cette disposition. Presque toujours, il est vrai, l'enroulement se fait du côté opposé au ligament comme cela a lieu chez la plupart des autres Lamellibranches : dès

lors il est facile de vérifier qu'il est sénestrogyre dans les formes normales, et inversement; mais chez *Caprotina* l'enroulement se fait du côté du ligament, ce qui vient rendre encore la détermination des valves plus compliquée.

Chez tous les genres de Chamacés, sauf *Chama*, la disposition est constante (soit normale, soit inverse) pour toutes les espèces du genre. Chez *Chama* seulement on trouve des espèces normales (*C. calcarata*, *C. lamellosa*, etc.), et d'autres inverses (*C. Janus*, *C. fimbriata*, etc.).

Le tableau suivant résume la disposition des valves chez les Chamacés.

Chama normaux (*C. calcarata*)........	α =	Valve droite, libre.
— inverses (*C. fimbriata*)........	α =	— gauche, libre.
Diceras en général (*D. arietinum*)......	α =	— droite, fixée.
D. sinistrum........................	α =	— droite, libre.
Toucasia, *Heterodiceras*, *Requienia*.... } *Apricardia*, *Matheronia*............... }	α =	— droite, libre. (formes normales).
Monopleuridés, Caprinidés........... } Radiolitidés, Hippuritidés............ }	α =	— gauche, libre. (formes inverses).

Forme extérieure. — *A. Chamidés.* — Les deux valves sont bombées, la valve libre α un peu moins que l'autre; les crochets sont contournés, prosogyres, soudés au reste de la valve. Le test est orné à l'extérieur de grandes lamelles concentriques qui se prolongent en fortes épines creusées en gouttières.

B. Dicératidés. — La coquille atteint une grande épaisseur;

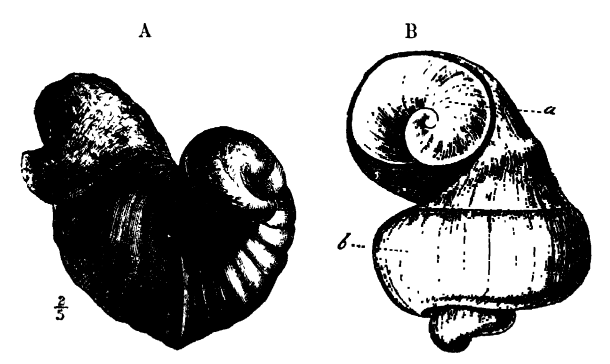


Fig. 322. — Dicératidés. — A, *Diceras arietinum* Lk. Rauracien, vu en avant, la valve droite (α) à gauche de la figure. — B, *Requienia ammonia* Goldf. Urgonien. — *a*, valve droite (α); *b*, valve gauche (β).

elle est fixée par le sommet d'une des valves. Les crochets, très longs, sont enroulés irrégulièrement, mais non soudés au dernier tour chez *Diceras*, *Plesiodiceras*, *Heterodiceras*. Celui de la valve libre devient plus surbaissé chez *Toucasia*, *Apricardia*, et enfin,

chez *Requienia* et *Matheronia*, la valve libre s'enroule dans un même plan et devient semblable à un opercule de Gastéropodes.

C. *Monopleuridés*. — 1° La valve libre (α) de *Monopleura* et *Gyropleura* est conique (capuloïde) plus ou moins surbaissée; la valve fixée (β) est conique (*Monopleura*) ou enroulée (*Gyropleura*).

2° La valve libre des *Caprininés* est toujours enroulée. Elle est plus courte que l'autre chez *Plagioptychus*; chez *Caprina*, *Caprinula*, *Ichthyosarcolithus*, elle forme plusieurs tours de spire et ressemble à une coquille de Céphalopode. Enfin elle s'aplatit et devient operculiforme chez *Polyconites*.

Les *Hippuritinés* ont la valve fixée (β) conique ou cylindrique, non enroulée, ornée de côtes et présentant deux ou trois sillons

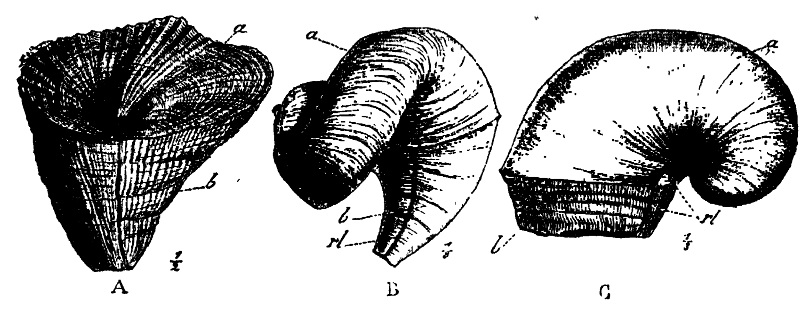


Fig. 323. — Monopleuridés. — A, *Monopleura imbricata* d'Orb. — B, *Caprina adversa* d'Orb. — B, *Caprotina quadripartita* W. Cénomanien (d'Orbigny).

ou replis longitudinaux. La valve libre est conique surbaissée ou plane, sans trace d'enroulement, ornée aussi de deux ou trois replis correspondant à ceux de la valve inférieure.

La forme générale des *Radiolitinés* est en général moins allongée, plus conique. La valve α peut être plane ou conique. La valve β, conique, non enroulée, présente deux bandes longitudinales correspondant aux sillons des Hippurites; ces deux bandes sont parfois distinguées par des côtes longitudinales plus fines que celles du reste du test. Nous indiquerons plus loin la nature de ces productions.

Structure du test. — Le test des Chamacés est composé de deux couches. La couche interne est porcelanée, compacte ou lamellaire; la couche externe est lamellaire, formée d'assises prismatiques celluleuses.

La couche externe est mince et rarement conservée chez les *Dicératidés*, où la couche interne atteint une grande épaisseur. Le contraire a lieu chez les *Hippuritinés* et les *Radiolitinés*, où la couche interne disparaît souvent sous l'action des agents atmosphériques, ou bien est changée en calcaire cristallin. La couche externe est formée de prismes parallèles à la longueur

de la valve; elle est traversée par de nombreux planchers horizontaux qui portent des impressions rayonnantes, ramifiées, dues probablement à des vaisseaux. Comme, d'autre part, la région interne des prismes, riche en matière organique, disparaît souvent par la fossilisation, il résulte pour ces couches un aspect celluleux qui simule la disposition de certains Polypiers Tétracoralliaires. La ressemblance avec les Polypiers se complète encore par le fait que la chambre d'habitation se raccourcit par l'apparition de cloisons transversales en verre de montre, à des niveaux successifs.

Plateau cardinal. — Dents. — Les Chamacés ont toujours un plateau cardinal très développé, présentant de fortes dents (fig. 324-326).

A. Dicératidés. — Dans le cas le plus simple (*Diceras*, *Heterodiceras*), la valve α présente en avant une large fossette *n*, recourbée, entourant une dent B′ qui s'enfonce à son intérieur. La dent cardinale postérieure B est forte et recourbée. La valve β porte inversement une large dent N creusée d'une fossette *b*′, et une fossette postérieure courbe *b* (1).

Chez *Plesiodiceras*, la dent postérieure B de la valve α devient plus ou moins saillante et se renverse en arrière. Cette disposition s'exagère dans les autres genres de Dicératidés (*Requienia*, *Matheronia*, *Toucasia*, *Apricardia*), où la dent B est transformée en une lamelle très saillante, recourbée. La dent antérieure B′ et la fossette *n* ont au contraire une tendance à s'effacer. Naturellement, à la valve β, la fossette postérieure *b* sera très profonde et occupera une partie souvent très grande du plateau cardinal, tandis que la dent N et la fossette *b*′ sont peu marquées, surtout dans *Requienia*.

B. Monopleuridés. — Les *Monopleuridés* sont le point de départ d'une nouvelle série, très continue, celle des Rudistes, où toutes les formes sont *inverses*. La valve gauche (α) est libre; β (droite) est fixée. *Monopleura* représente le type schématique d'où paraissent dériver toutes les autres formes : α présente une fossette ovale entre deux dents coniques, et β une dent conique entre deux fossettes égales. Chez *Gyropleura*, la dent B et la fossette *b*, gênées par le développement du muscle adducteur postérieur, sont moins développées.

Dans la tribu des *Caprininés*, on trouve d'abord *Caprotina*, où les dents sont disposées comme chez *Monopleura*, puis *Polyconites*, où la dent N (β) devient longue et mince, de même que la fossette *n* (α); cette fossette *n* n'est qu'incomplètement remplie par la dent N : sa portion interne reste vide. Chez *Horiopleura* la valve β ressemble à celle de *Gyropleura* et α à celle de *Polyconites*. La même particularité se retrouve pour la valve β de *Caprina*, où la fossette *b*′ s'agrandit encore; la dent N de α est prismatique, déjetée en arrière. Même charnière chez *Caprinula*.

Avec *Plagioptychus* nous retrouvons un caractère unique pour les formes inverses, mais très fréquent chez les Dicératidés : la dent B de la valve α devient très saillante, lamellaire, et se recourbe du côté du ligament; *n* est situé à sa base, et B′, comprimé entre le muscle antérieur et la fossette *n*, est assez réduit. *Plagioptychus* ressemble par suite beaucoup à un *Plesiodiceras*, et a été pris pour un *Diceras* inverse.

Le système des dents chez les *Radiolitinés* et les *Hippuritinés* a une tendance à se simplifier. La valve α porte toujours deux fortes dents très saillantes, coniques, logées dans des fossettes profondes (*b*′, *b*′) de β. La dent N (β) est chez *Radiolites* une crête saillante qui s'engage entre B et B′ de α.

Ajoutons enfin qu'en suivant la série des formes précédentes, on voit le plateau cardinal se prolonger beaucoup et rétrécir de plus en plus la cavité principale où sont les viscères de l'animal. Cette cavité fait complètement défaut dans les valves libres des Rudistes, qui jouent le rôle d'un simple opercule. C'est le cas le plus curieux et le plus prononcé de la différenciation dans le sens inéquivalve parmi les Lamellibranches.

C. Chamidés. — Bien que ce soit la charnière de *Chama* qui ait servi a

(1) Notation de M. Douvillé.

l'origine pour déterminer les valves α et β, l'interprétation de cette charnière et la comparaison morphologique avec celle des Dicératidés nous

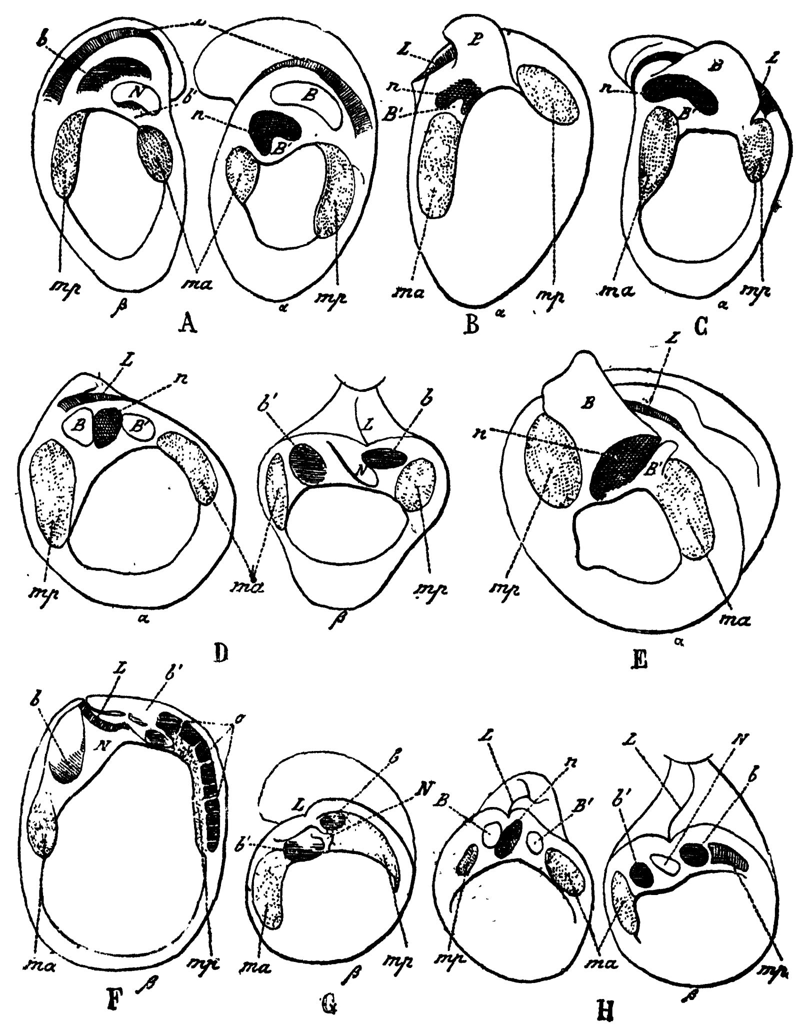


Fig. 324. — Schéma de l'intérieur des valves de Chamacés. — A, *Diceras arietinum* Lk. — B, *Matheronia*. — C, *Heterodiceras*. — D, *Monopleura*. — E, *Plagioptychus Coquandi*. — F, *Caprina adversa* d'Orb. — G, *Gyropleura cenomanensis* d'Orb. — H, *Caprotina striata* d'Orb. — Valve α : *B*, dent postérieure ; *B'*, dent antérieure ; *n*, fossette médiane. — Valve β : *b*, fossette postérieure ; *b'*, fossette antérieure ; *N*, dent médiane. — *ma*, *mp*, impressions musculaires antérieure et postérieure ; *L*, ligament (Douvillé).

semblent devoir être mises de nouveau en question. M. Douvillé considère la valve α de *Chama* comme dérivant de celle des Dicératidés par simple avor-

tement de la fossette cardinale antérieure b', et la valve β comme dépourvue de même de la dent cardinale antérieure B'. En réalité cette dent B' se voit parfois comme un relèvement du bord du muscle antérieur ; la fossette b' de la valve α est aussi parfois distincte, sous forme d'une rainure formant un V avec la fossette b, et isolant la forte dent N. Ces productions (B' et b') ne se voient pas sur les figures ci-contre dues à M. Fischer. Ce dernier auteur, inversement, admet avec raison l'existence, à la valve β, d'une autre dent lamellaire, arquée, M, du côté postérieur, et d'une fossette correspondante *m* de la valve β, dans le voisinage du ligament. On conçoit que dans ces conditions, la comparaison morphologique avec les Dicératidés ne puisse être considérée comme définitivement éclaircie.

Muscles adducteurs. — Productions myophores. — Tous les Chamacés

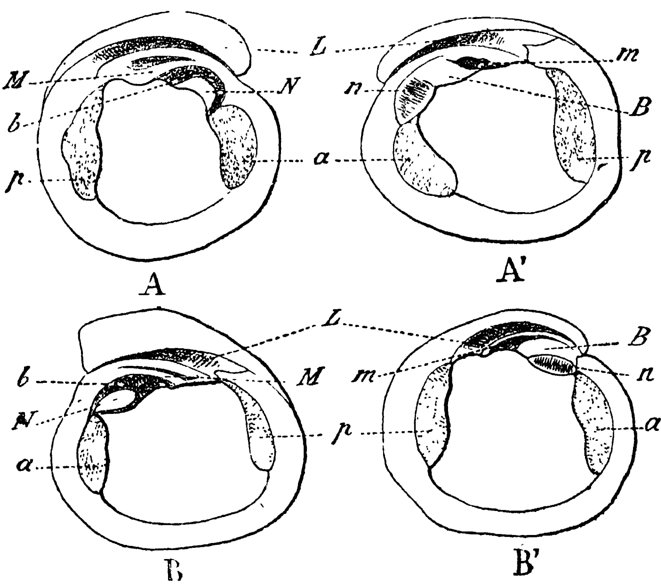


Fig. 325. — Schéma des formes normales et inverses de *Chama*. — A, A', forme normale : A, valve gauche fixée (β) ; A', valve droite libre (α). — B, B', forme inverse : B, valve droite fixée (β) ; B', valve gauche libre (α). — *a*, *p*, impressions musculaires antérieure et postérieure ; *B*, *N*, *M*, dents cardinales ; *b*, *n*, *m*, fossettes cardinales ; *L*, ligament (Fischer).

sont *Dimyaires*, il est manifeste qu'ils sont typiquement homomyaires ; mais il n'arrive jamais que les deux muscles soient tout à fait égaux et également insérés. Les variations à cet égard sont assez grandes pour fournir des caractères distinctifs importants : des crêtes spéciales ou *apophyses myophores*, sur lesquelles s'insèrent les muscles, apparaissent dans certaines formes encore peu éloignées des Lamellibranches ordinaires ; mais le développement excessif de ces parties nouvelles qui se manifeste dans les formes les plus largement fixées, a pour effet de modifier profondément l'aspect des valves, si bien que la valeur morphologique de ces parties aurait été presque impossible à découvrir si l'on n'avait pas connu les intermédiaires.

Il est évident que la largeur inaccoutumée des insertions musculaires et l'apparition des apophyses myophores paraissent être les conséquences directes du mode de vie de ces animaux. Comme on les rencontre surtout dans les régions abondantes en récifs, ils devaient évidemment être adap-

tés pour résister au choc des vagues : dès lors la fermeture hermétique des valves au moyen de muscles puissants n'a rien qui doive nous étonner.

A. Chamacés. — Chez *Chama* le muscle postérieur est assez loin de l'extrémité du plateau cardinal ; l'impression antérieure au contraire tend à s'insérer sur le bord du plateau cardinal ; la progression varie avec les espèces.

B. Dicératidés. — Parmi les Dicératidés, *Requienia* montre le cas le plus simple : la disposition est presque la même que chez *Chama*. Puis chez *Heterodiceras*, les impressions sont sur le prolongement du plateau cardinal ;

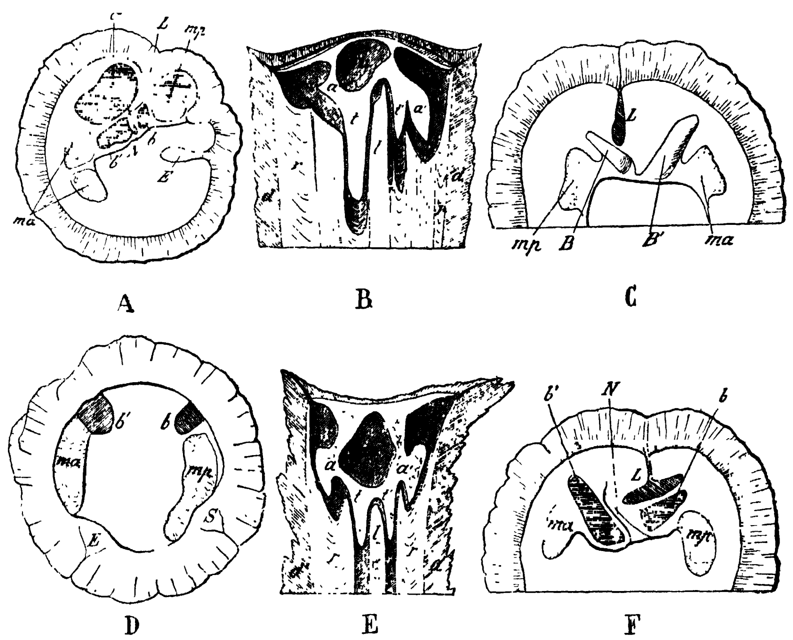


Fig. 326. — Schéma des valves de Rudistes. — A, B, *Hippurites cornu-vaccinum* Goldf. : A, valve fixée (β) ; B, coupe longitudinale passant par les dents cardinales. — C, F, *Radiolites foliaceus* d'Orb. : C, valve libre (α) ; F, valve fixée (β). — D, valve fixée (β) de *Biradiolites* (*Lapeirousia*). — E, coupe longitudinale de *Radiolites cylindraceus* des M. — Lettres de la fig. 324, de plus : *t*, *t'*, dents cardinales antérieure et postérieure ; *a*, *a'*, apophyses myophores antérieure et postérieure ; *r*, *d*, couches interne et externe du test ; *l*, dent cardinale de la valve fixée ; *i*, *u*, cavité des valves (Douvillé).

chez *Plesiodiceras* le muscle postérieur progresse davantage et passe entre le bord de la coquille et la dent postérieure B.

La disposition change chez les autres Dicératidés. Chez *Diceras* et *Matheronia*, tandis que l'impression antérieure est toujours sur le prolongement du plateau cardinal, l'impression postérieure est portée sur une crête myophore, qui pénètre *par-dessous* le plateau cardinal, dans la cavité umbonale. Même disposition chez *Toucasia* pour la valve β, et chez *Apricardia* pour la valve α.

C. Monopleuridés. — Si nous passons maintenant aux formes inverses, nous trouverons les mêmes variations, mais ici le processus est poussé bien

plus loin dans les formes terminales. Les *Monopleuridés* (*Monopleura*, *Valletia*), ont, comme *Heterodiceras*, les impressions musculaires sur le plateau cardinal, chez *Gyropleura*, cela n'est vrai que pour le muscle postérieur de la valve β. *Caprotina* montre le début d'une disposition qui va s'exagérer dans les autres formes. Chez *Monopleura* l'impression postérieure de α était excavée; elle se creuse davantage chez *Gyropleura* et surtout chez *Caprotina*, et se borde en avant par une lame saillante, simulant une dent et s'engageant dans une cavité correspondante de β. Le muscle postérieur s'insérait seulement sur cette lame myophore. L'impression antérieure est superficielle sur les deux valves.

Les Caprininés montrent presque tous les cas possibles dans le développement de semblables lames myophores.

Ainsi, chez *Plagioptychus*, les impressions postérieures des deux valves sont sur des lames ; chez *Caprina*, ce sont l'impression antérieure de α et la postérieure de β, chez *Polyconites* les deux impressions de α ; enfin chez *Caprinula* les quatre impressions sont saillantes.

Nous arrivons au groupe des Rudistes, qui présente, pour la disposition des muscles, une disposition unique pour toute la classe des Lamellibranches. Les muscles, au lieu d'être perpendiculaires au plan de séparation des valves, sont au contraire très inclinés. Cela tient à leur mode d'insertion qui est tout différent de celui des Caprininés. Dans ces derniers, quand il existe à la valve α une apophyse postérieure, le muscle s'insère à sa face interne. Il s'insère au contraire à sa face externe chez les Rudistes. La transition est tout à fait brusque, et les types de passage sont inconnus.

Les apophyses myophores de la valve α chez *Radiolites* et *Biradiolites* sont des masses saillantes, rugueuses, suspendues aux côtés des deux longues dents B et B'. A la valve β, les impressions correspondantes sont en creux ou en saillies sur les côtés de la valve.

Chez *Hippurites* la masse antérieure s'insère directement sur la dent B', et son impression est dédoublée sur chaque valve; la lame postérieure, au contraire, se développe tellement qu'elle devient aussi grande que la dent cardinale postérieure.

Ligament. — Le ligament est tout à fait externe, arqué, très allongé, logé dans une rainure chez les *Chamidés* et les *Dicératidés*. Il présente des variations intéressantes chez les formes inverses.

Chez les Monopleurinés et les Caprininés la rainure ligamentaire de la valve β se prolonge jusqu'aux sommets, comme chez *Chama*; mais comme ici le sommet de β est très éloigné de la commissure des valves, il résulte que toute une partie de la rainure ligamentaire est visible à l'extérieur, et logeait une partie complètement inactive du ligament. La portion active du ligament est marginale chez les Monopleuridés; elle tend à s'enfoncer dans l'intérieur des valves chez *Caprotina* et surtout *Caprina* et *Polyconites*; alors la rainure ligamentaire se referme du côté extérieur, et il résulte une cavité ligamentaire interne, située en arrière de la dent cardinale N qu'elle gêne dans son développement.

Si nous passons à *Radiolites*, nous voyons que la rainure ligamentaire externe est complètement fermée, quoique encore visible, et le ligament, entièrement interne, prend la forme d'un T renversé. Cette disposition explique celle qu'on observe chez *Hippurites*. On ne retrouve plus la cavité ligamentaire : elle est remplacée par un pilier saillant (arête cardinale), situé à la même place, en arrière de la dent N, et correspondant à un sillon clos longitudinal creusé à l'extérieur du test. Ce pilier ne porte pas de fossette à son sommet, et il ne reste aucun espace entre lui et le fond de la cavité correspondante de la valve supérieure. Chez *Biradiolites* enfin, il n'y a plus trace de pilier ni de sillon. Les deux derniers genres étaient très probablement dépourvus de ligament. Cet organe n'est d'ailleurs pas nécessaire pour l'ouverture de la coquille : par simple relâchement des muscles adducteurs, l'eau peut pénétrer entre les valves, qui peuvent s'écarter ensuite davantage par la turgescence d'un organe quelconque.

Impressions siphonalés. — Piliers. — La plupart des Chamacés ont une impression siphonale simple. On voit sur les formes vivantes de *Chama* que les bords soudés du manteau laissent trois ouvertures assez éloignées, non prolongées en siphon : les ouvertures pédieuse, branchiale et anale.

C'est seulement chez les Rudistes qu'il existe sur la coquille des productions qui font supposer l'existence de siphons.

On voit chez *Radiolites*, sur la valve fixée, quand les couches extérieures

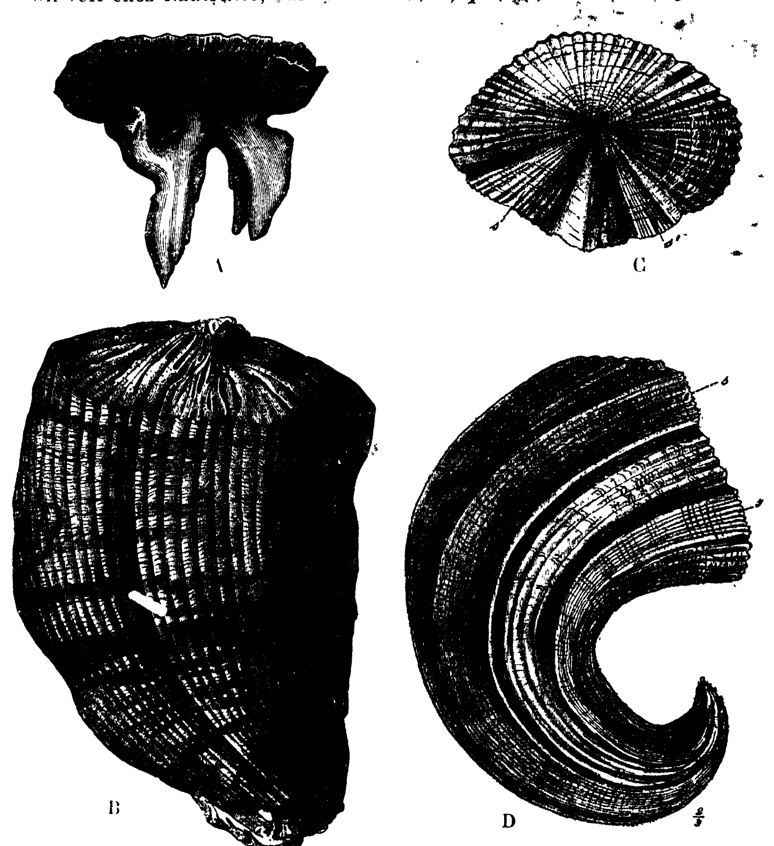


Fig. 327. — Hippurites et Radiolites. — A, valve libre d'*Hippurites radiosus* Desm. Craie de Royan. — B, *H*, *cornu vaccinum* Goldf. Turonien supérieur. — C, D, *Biradiolites cornu pastoris* d'Orb. Turonien. C, valve libre, face supérieure ; D, valve fixée, vue latérale ; *s*, *s'*, bandes siphonales (d'Orbigny).

du test sont bien conservées, que les couches d'accroissement superposées présentent deux inflexions plus ou moins marquées. L'ensemble de ces ondulations détermine deux bandes longitudinales. Il est très probable que ces inflexions correspondent aux ouvertures branchiales et anales du manteau, car elles sont placées par rapport au muscle postérieur comme les ouvertures palléales des formes inverses de *Chama*.

Fréquemment, chez les *Radiolites* des genres *Sauvagesia* et *Biradiolites*, les bandes en question sont très nettement distinguées du reste du test par la

présence de côtes longitudinales beaucoup plus fines. De plus, chez les *Biradiolites* de la section *Lapeirousia*, aux bandes en question correspond un épaississement des couches internes du test, déterminant dans la cavité générale deux saillies longitudinales ou *piliers* encore peu prononcés. Les piliers en question deviennent très saillants chez *Hippurites*. Ils servaient de support aux siphons. Les deux bandes externes sont remplacées par deux sillons correspondant exactement aux piliers. La valve supérieure (α) présente deux replis, exactement disposés au-dessus des piliers qui s'y adaptent, mais de telle sorte que si les valves s'écartent un peu, à chaque pilier correspond une large ouverture dont le rôle aquifère n'est pas douteux.

Cavités et canaux. — Le test des Diceratidés est compact, dépourvu de canaux et de cavités.

Chez *Chama*, la couche interne du test est percée d'un très grand nombre de tubules normaux à la surface, visibles à l'œil nu. Ces cavités cylindriques ne sont pas ramifiées : elles intéressent toute l'épaisseur de la couche interne, mais s'arrêtent en atteignant la couche externe. Elles manquent sur les impressions musculaires, le bord de la coquille et le plateau cardinal. Elles sont dues à l'existence de prolongements papillaires, sorte de diverticules en doigt de gant qui hérissent toute la surface du manteau.

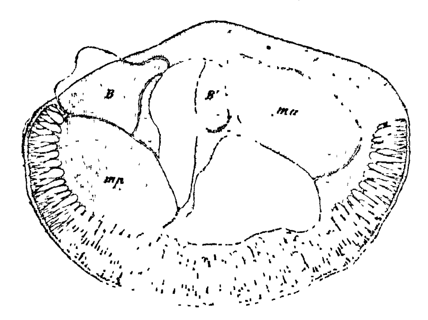


Fig. 328. — Coupe de la valve fixée du *Plagioptychus Toucasi* Math. Turonien, le Beausset réduit environ aux 3/8. — B, B', dents cardinales : entre les deux, en blanc, fossette cardinale ; *ma*, impression du muscle antérieur ; *mp*, apophyse myophore postérieure ; sur les bords, canaux du test (Douvillé).

Parmi les formes inverses de Chamacés, les Monopleurinés seuls sont dépourvus de cavités palléales ou de canaux. Ces cavités apparaissent chez les *Caprininés*. Le cas le plus simple est réalisé dans la valve inférieure (β) de *Caprina adversa*. Les choses se passent comme si les productions cardinales avaient une tendance à abandonner le bord dorsal de la coquille et à venir rétrécir la cavité principale. En se retirant ainsi du côté ventral, elles laissent du côté dorsal certains vides ; en d'autres termes, des cavités en doigt de gants s'enfoncent dans la profondeur de la valve, et leurs ouvertures sont disposées en une série arquée, à partir du ligament, du côté postérieur. La valve α de *Caprotina quadripartita* présente aussi de larges cavités supplémentaires en arrière de la dent cardinale et de chacune des impressions musculaires. Il n'est pas douteux que ces cavités n'aient été occupées par des prolongements coniques du manteau ; elles se comblent en effet progressivement par le fond.

Une seconde catégorie de canaux se montre sur la valve supérieure (α) de *Caprina*, chez *Plagioptychus*, etc. (fig. 328). Ils débouchent sur le pourtour de la coquille, sur le plan de séparation des valves, et se prolongent dans la profondeur du test, suivant la longueur de la coquille. Ils sont limités par des lames qui rayonnent du sommet de la coquille et qui peuvent être simples ou subparallèles. Dans ce cas les canaux ont une section aplatie, allongée normalement au bord externe. Mais les lames peuvent aussi se diviser une ou deux fois par dichotomie. Elles peuvent enfin s'anastomoser en réseau. Dans ce dernier cas, les canaux ont la forme de prismes polygonaux irréguliers. Ils étaient, dans tous les cas, occupés par des prolongements tubulaires, clos, du manteau. Les cloisons deviennent plus épaisses quand on se rapproche du sommet, et peuvent oblitérer plus ou moins tôt la lumière du canal.

D'assez grandes variations se manifestent dans les combinaisons de ces diverses catégories de canaux, et ces combinaisons caractérisent les genres de Caprinidés.

Les canaux des *Radiolitinés* n'ont pas encore été décrits avec autant de détails que pour les autres groupes. On sait cependant qu'ils sont clos à leurs extrémités, comme dans les cas précédents.

Les *Hippuritinés* montrent une disposition unique pour le groupe et tout à fait remarquable. A la valve supérieure, les couches moyennes du test sont percées de canaux rayonnant à partir du centre; plusieurs d'entre eux se bifurquent. Ces canaux s'ouvrent sur le pourtour de la valve, à la face interne du limbe, et par suite dans la cavité palléale. Mais de plus, de ces canaux volumineux partent une foule de petits tubes plus ou moins courts, parfois fasciculés, qui viennent s'ouvrir à l'extérieur sur la face externe du limbe par des pores spéciaux. Ces pores s'élargissent en entonnoir à l'extérieur, leurs parois se hérissent de denticules saillants, et forment un réseau polygonal denticulé. La disposition de ces pores a fourni à M. Douvillé un caractère de classification pour les Hippurites.

L'existence de ces pores a une grande importance physiologique. Les Hippurites sont les seuls Lamellibranches qui pouvaient, selon toute vraisemblance, introduire de l'eau dans leur cavité palléale *sans ouvrir leur coquille*. Pour M. Munier-Chalmas, ces tubes palléaux avaient un rôle respiratoire très actif. Mais il est probable de plus que leur existence est en connexion avec l'absence de ligament chez ces animaux. On conçoit en effet que, la coquille étant fermée, l'introduction de l'eau dans la cavité palléale favorise la turgescence de certains organes mous, le pied par exemple, qui peuvent alors écarter les deux valves (Douvillé).

Habitat. — Les Chamacés sont par excellence des habitants des récifs coralliens. Ils n'y sont pas d'ailleurs absolument cantonnés, et le genre *Chama* en particulier se trouve dans tous les facies marins. Mais les autres formes sont surtout répandues dans les formations coralligènes. Ce fait s'explique par l'épaisseur du test, la fixation et l'occlusion énergique de la coquille, qui permettaient à l'animal de résister aux chocs des vagues.

Les Chamacés ne sont pas nécessairement associés à de grands bancs de coraux : ainsi il n'est pas prouvé que les Calcaires à Caprines du Cénomanien aient une origine corallienne; les Hippurites d'ailleurs forment à eux seuls des récifs puissants dans le Turonien. Mais le facies des couches à Chamacés est toujours le même que celui des récifs à polypiers. Comme les polypiers constructeurs, les Chamacés reculent progressivement du Sud au Nord pendant la période secondaire; ils abandonnent le bassin de Paris après l'Astartien, le Jura après le Portlandien. Pendant le Crétacé ils sont cantonnés en France dans l'Aquitaine et la région alpine jusqu'au Sénonien. Ils disparaissent ensuite sans laisser de descendants, sauf le genre *Chama*, le plus récemment apparu (Sénonien) qui persiste jusqu'à l'époque actuelle.

Classification et phylogénie.

1re FAMILLE. — DICÉRATIDÉS (1).

Formes normales. Test compact. Crochets spiraux. Impression postérieure sur le prolongement du plateau cardinal, ou bien passant par-dessous. Ligament externe.

Cette famille, la plus ancienne des Chamacés, débute subitement dans l'Oxfordien supérieur par *Diceras* Lk. dont l'origine est inconnue. Les Diceras et les genres voisins sont très abondants dans les récifs à polypiers des jurassiques, jusqu'au Portlandien supérieur. Le type *Diceras*, pourvu d'une arête myophore postérieure, se continue dans le Crétacé par *Toucasia* M.-Ch. (Néocomien), *Apricardia* Guér. (Cénomanien-Danien) et *Bayleia* M.-Ch. (type aberrant du Danien).

Les *Heterodiceras* M.-Ch. de l'Astartien, à impressions musculaires superficielles, ont pour successeurs dans l'Urgonien *Requienia* Math. et *Matheronia* M.-Ch.

2e FAMILLE. — CHAMIDÉS.

Formes normales ou inverses. Couche interne du test percée de tubules. Impressions musculaires superficielles, ligament externe.

D'après M. Douvillé, *Matheronia* serait la forme ancestrale de *Chama* qui apparaît dès le Sénonien (M.-Ch.) et devient surtout abondant dans le Tertiaire.

3e FAMILLE. — MONOPLEURIDÉS.

Formes inverses fixées par la valve β (droite). Ligament interne, externe ou nul. Apophyses myophores. Test compact ou percé de canaux.

C'est dans le Néocomien inférieur qu'apparaît cette série, beaucoup plus longue et plus polymorphe, ne comprenant que des formes inverses, sans parenté connue avec les formes précédentes. Cependant le groupe le plus ancien (MONOPLEURINÉS) est le moins éloigné des Dicératidés : le ligament est externe, il n'y a pas de canaux du test; les impressions musculaires sont superficielles, sur le plateau cardinal. Les genres *Monopleura* Math., *Gyropleura* Douv. et *Valletia* M.-Ch. apparais-

(1) Voir plus haut les caractères des dents qu il serait trop long de reproduire ici.

sent dans le Néocomien ; les deux premiers persistent jusqu'au Danien.

Ils donnent naissance, probablement par l'intermédiaire d'*Agria* Math. de l'Urgonien, aux CAPRININÉS, caractérisés par le ligament en partie externe et interne, par des cavités accessoires et des canaux. L'impression postérieure (et parfois l'autre) est sur une apophyse myophore saillante.

Monopleura semble l'ancêtre de *Polyconites* Roull. (Albien supérieur). Dans les mêmes couches se trouve *Horiopleura* M.-Ch. qui dérive de *Gyropleura*, et donne naissance à la fois dans le Cénomanien supérieur à *Caprotina* d'Orb., *Caprina* d'Orb. et *Caprinula* d'Orb.

Plagioptychus Math., qui va du Turonien au Danien, est aussi un rameau latéral de *Gyropleura*.

Les *Rudistes* sont caractérisés par la forme conique, non enroulée de la valve libre et le développement extrême des dents et des apophyses myophores de cette valve. Ils comprennent deux sous-familles.

Les RADIOLITINÉS (Cénomanien supérieur-Danien), ont deux bandes siphonales, pas de piliers siphonaux ; le ligament est interne ou nul. Les canaux de la valve libre ne s'ouvrent pas à l'extérieur de la coquille. Ils apparaissent avec *Radiolites* Lk. (*Sphærulites* auct.), dans les couches à Caprines, et semblent dériver de *Caprina*. *Biradiolites* d'Orb. (*Radiolites* Bayle) est un genre hétérogène fait pour des formes provenant de divers groupes de *Radiolites*.

Enfin les HIPPURITINÉS marquent le dernier terme de cette curieuse série : ce sont les Chamacés les plus éloignés du type normal des Lamellibranches, à cause de la profondeur de la valve fixée, l'absence totale de ligament, la réduction de la cavité principale, le grand développement des dents cardinales de la valve libre, l'ouverture des canaux du test en dehors de la coquille par la valve libre. Il existe deux piliers siphonaux, correspondant à de simples sillons externes.

Hippurites Lk. va du Turonien au Danien.

Une règle générale apparaît quand on suit l'évolution d'un groupe quelconque de Chamacés ; c'est que les formes où la valve libre a des crochets enroulés ont toujours précédé celles qui en diffèrent par une valve capuloïde ou plane.

§ 3. — Répartition et phylogénie des Lamellibranches.

Les Lamellibranches sont déjà représentés dans le *Cambrien* (1). Les couches inférieures à *Olenellus* d'Amérique ont fourni en abondauce un fossile dénommé *Fordilla Troyensis* Barr., qui malheureusement est trop mal conservé pour qu'il ait été possible de déterminer s'il s'agit toujours d'un Lamellibranche ou d'un Ostracode. D'autres formes aussi un peu douteuses (*Cypricardites, Modioloides*) se trouvent encore dans le Cambrien inférieur. Les couches de Trémadoc et leur équivalent américain (Camb. sup.) contiennent en abondance des Lamellibranches indiscutables (*Glyptarca*, *Palæarca*, *Ctenodonta*, *Modiolopsis*). Il est intéressant de constater que ces formes appartiennent toutes aux groupes des Taxodontes et des Anisomyaires. Les Paléoconques de Neumayr ne sont pas encore représentés. C'est là une grave objection à la manière de voir de Neumayr, qui considérait les Paléoconques comme un groupe indifférencié d'où seraient issus tous les autres Lamellibranches.

Dans l'*Ordovicien*, les Lamellibranches sont jusqu'ici peu nombreux. Il faut signaler cependant la présence d'*Avicula*. C'est dans le Silurien supérieur qu'ils prennent tout à coup une grande extension. Les Aviculacés sont représentés par plusieurs sous-familles (Aviculopectininés, Ptérinéinés, Aviculinés, Myalininés). Aux Arcacés et aux Nuculacés appartiennent des genres remarquables par leur persistance (*Arca*, *Macrodon*, *Leda*, *Nucula*). Les Eulamellibranches font leur apparition avec *Anodontopsis*. Enfin, les Paléoconques fournissent en Bohême et en Amérique de très nombreux genres dont les affinités ne sont pas bien fixées (Vlastidés, Cardiolidés, *Posidonomya*, etc.).

La faune de Lamellibranches du *Dévonien* diffère peu de celle du Silurien supérieur dont elle est un simple épanouissement. Il faut noter toutefois la présence de nouveaux Hétérodontes (*Megalodon*, *Cypricardites*, *Guerangeria*) et la grande abondance des Aviculacés. Les Mytilidés font leur apparition avec *Modiola*.

Cette riche faune paléozoïque ancienne laisse difficilement deviner l'arbre généalogique des Lamellibranches. Ici, comme

(1) Quand les premières pages de ce livre ont été écrites, je n'avais pas encore connaissance du grand travail de Walcott, publié en 1890, où le savant géologue américain faisait connaître les fossiles du Cambrien inférieur à *Olenellus*. Je considérais de plus les formes ci-dessous mentionnées, provenant de Trémadoc, comme appartenant à l'Ordovicien. Les couches de Trémadoc sont actuellement divisées entre le Cambrien et l'Ordovicien. C'est pour ces motifs que j'ai mentionné l'absence, universellement admise jusqu'alors, des Lamellibranches dans le Cambrien. Cela ne change rien d'ailleurs aux considérations générales développées dans le chapitre dont il s'agit.

toujours, il est évident que nous ne connaissons qu'une faible partie de la faune cambrienne et que l'évolution du groupe était déjà avancée à cette époque. L'anatomie comparée permet toutefois de déterminer que, entre les Nuculacés, les Arcacés et les Anisomyaires qui sont à peu près contemporains, les premiers sont les plus voisins du type primitif et ont gardé les caractères les plus archaïques. La question des Paléoconques doit être réservée jusqu'à ce que ces formes soient mieux connues.

L'époque *Carbonifère* montre des changements importants. Des groupes étendus du Dévonien, comme les Ptérinéinés, les Ambonychiinés, ont disparu. Dans les Anisomyaires des formes nouvelles se différencient. Tels sont les Pectinidés (*Pleuronectites, Entolium*), les Pinnidés, les Mytilidés. Les Taxodontes sont toujours abondants. Les Hétérodontes sont représentés par *Anthracosia. Protoschizodus* est peut-être l'ancêtre des Schizodontes.

Le *Permien* est pauvre en Lamellibranches, même dans le facies pélagique. Signalons toutefois l'apparition de *Schizodus, Pseudomonotis*, *Hinnites*.

La faune des Lamellibranches se renouvelle profondément au début du *Trias*. Les Aviculidés, les Taxodontes préexistant continuent, il est vrai, sans grandes modifications, et nous ne reviendrons plus sur leur compte. Mais des groupes importants d'Anisomyaires prennent la prépondérance : tels sont les Pectinidés, les Limidés, les Perninés, les Inocéraminés (*Gervilleia*), les Spondylidés (*Plicatula*). Les Mytilidés sont aussi bien représentés (*Lithodomus*, *Mytilus*, *Modiola*). Un fait très important est l'apparition d'*Ostrea* dans le Muschelkalk. Les Daonellidés sont tout à fait cantonnés dans le Trias.

La période *jurassique* est le règne des Anisomyaires. Les groupes signalés dans le Trias prennent une extension très marquée, et prédominent sur les types paléozoïques, sauf *Avicula*. Les Eulamellibranches commencent cependant à prendre de l'importance : les Cardiidés, Lucinidés, Vénéridés, Cyprinidés, sont représentés par des formes encore peu nombreuses et de détermination générique un peu indécise. Les Pholadomyes sont très répandues. Mais un groupe intéressant est celui des Chamacés, qui, avec les Dicératidés, joue un grand rôle dans la faune des récifs coralliens.

La période *crétacée* ne montre, comme faits intéressants, que la prépondérance des Ostréidés, des Pectinidés, des Inocérames et des Chamacés. Les Hétérodontes continuent lentement leur évolution progressive.

Au point de vue phylogénétique, on peut dire, en ce qui concerne l'ère secondaire, que l'évolution peut être suivie plus ou

moins facilement pour les groupes tels que les Pectinidés, les Mytilidés, etc., déjà représentés dans la période primaire. Au contraire, les Ostréidés, Spondylidés, etc., arrivent brusquement dans nos mers avec tous leurs caractères, et ce sont seulement l'anatomie et l'embryogénie qui donnent quelques indications sur leur origine. (Voir plus haut.) Les Hétérodontes proviennent sans doute des formes signalées dans le Dévonien.

L'ère *tertiaire* montre l'expansion subite des Eulamellibranches. Beaucoup de ces formes existaient déjà dans le Crétacé, mais c'est surtout dans le Tertiaire qu'elles deviennent riches en individus et en espèces. Les Hétérodontes prennent la première place dans la faune de nos mers, quoique les Ostréidés, Pectinidés, Mytilidés, soient encore très abondants. Les formes spécialisées, adaptées à la fixation, font leur apparition. Les Chamacés ont disparu, sauf le genre *Chama*.

4e Classe. — SCAPHOPODES.

Mollusques symétriques dépourvus de tête distincte, d'yeux, de cœur et de vaisseaux, pourvus d'un pied trilobé, d'une radule et de mâchoires. Coquille tubuleuse ouverte aux deux extrémités, un peu arquée.

On admet généralement, depuis les travaux de Lacaze-Duthiers sur le Dentale, que ce genre singulier occupe une place intermédiaire entre les Lamellibranches et les Gastéropodes. Les recherches nouvelles ont confirmé cette manière de voir; ainsi le système nerveux, d'après Plate (1889), est presque identique à celui de la Nucule (1). Les analogies avec les Gastéropodes, dues principalement à la présence de la langue et de la radule sont de toute évidence. On admet donc en général que le Dentale est issu de la souche commune qui a donné naissance aux Gastéropodes Diotocardes et aux Lamellibranches (Progastéropodes) et a évolué dans un sens un peu particulier



Fig. 329. — A, *Spirodentalium osceola* Walc. — B, *Hyolithellus micans* Bill. Cambrien d'Attleborough (SHALER).

Si cette hypothèse est exacte, les Scaphopodes doivent être aussi anciens que les deux autres classes. Effectivement des coquilles assez analogues aux tubes de Dentales se rencontrent dès le Cambrien inférieur en Amérique. Les uns sont arqués, ornés de côtes longitudinales (*Spirodentalium* Walc.), les

(1) Voir R. Perrier, *Élém. d'anat. comp.*, page 711.

autres presque droites, pourvus de stries transversales (*Hyolithellus* Bill.). Mais il va sans dire qu'il faut être très réservé sur l'attribution de ces formes aux Scaphopodes (fig. 329).

Dentalium L., genre très riche en espèces apparaît probablement dans l'Ordovicien. D'autres espèces lisses ou annelées longitudinalement se retrouvent ensuite dans tous les terrains, et abondent dans le Tertiaire.

Siphonodentalium Sars, a le bord postérieur de la coquille festonné (Crétacé-actuel).

Embranchement VIII MOLLUSQUES. (suite)	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. III LAMELLIBRANCHES																
O. I. PALEOCONQUES					?											
O. II. TAXODONTES PROTOBRANCHES																
O. III. TAXODONTES FILIBRANCHES																
O. IV. ANISOMYAIRES																
S. O. I. AVICULACÉS																
S. O. II. PECTINACÉS																
S. O. III OSTRÉACÉS																
O. V. SCHIZODONTES			?													
O. VI. EULAMELLIBRANCHES	?															
Chamaces																
Cl. IV. SCAPHOPODES	??															

5e Classe. — CÉPHALOPODES.

Mollusques symétriques pourvus, en général, d'une coquille divisée par des cloisons ou chambres dont l'animal n'occupe que la dernière. Cette coquille peut se modifier et devenir interne dans l'âge adulte, et peut manquer complètement (Octopodes). Tête distincte, entourée d'une couronne de bras représentant une partie modifiée du pied des autres Mollusques. La partie postérieure du pied est représentée par l'entonnoir situé à l'entrée de la cavité palléale. Système nerveux orthoneure. Sexes séparés, 2 ou 4 branchies, 2 ou 4 oreillettes. Œil très compliqué, comparable à celui des Vertébrés.

§ 1. — Généralités.

Les Céphalopodes occupent le premier rang comme importance pendant l'ère secondaire au point de vue stratigraphique. Cela tient tout d'abord au nombre très considérable des indivi-

dus ; les Ammonites et les Bélemnites sont, en effet, les fossiles les plus communs, au moins pendant le Jurassique. D'autre part, ces formes évoluent très rapidement, et par suite permettent de déterminer de nombreuses zones stratigraphiques ; enfin, ces animaux étant bons nageurs, leur aire de répartition est très étendue et beaucoup d'espèces se rencontrent dans des localités très éloignées. Pour ces motifs, les Céphalopodes fossiles ont été de tout temps et sont encore l'objet de très nombreuses descriptions de la part des stratigraphes.

Les seuls caractères anatomiques qu'il soit utile de rappeler ici sont ceux qui ont pour objet la division de la classe en deux sous-classes.

Caractères des Tétrabranchiaux. — Un genre vivant de Céphalopodes, *Nautilus*, offre avec tous les autres genres un contraste marqué : il indique quelle devait être l'organisation des formes primitives de Céphalopodes, et on en rapproche un très grand nombre de formes fossiles. Les bras sont remplacés par 90 tentacules filiformes partagés en groupes ; un lobe musculeux épais (*capuchon céphalique*) protège la face dorsale et ferme l'ouverture quand l'animal est contracté. L'entonnoir est divisé en deux moitiés distinctes. Le système nerveux présente tous les caractères des types primitifs : les centres sont réduits à des bandelettes mal délimitées des nerfs et des connectifs qui en partent. Il existe 4 branchies et 4 oreillettes. L'œil a la forme d'une cupule ouverte, sans cristallin. Coquille externe, nacrée.

Caractères des Dibranchiaux. — Les caractères essentiels des Dibranchiaux marquent un perfectionnement et une spécialisation de tous les organes. Les bras, au nombre de 8 ou de 10, sont grands, pourvus d'organes de préhension (ventouses ou crochets), l'entonnoir est indivis ; le système nerveux est formé de nombreux ganglions bien distincts. Il y a 2 branchies et 2 oreillettes. Œil très complexe, fermé, pourvu de cristallin. Coquille interne, ou nulle.

L'un des problèmes fondamentaux que soulève l'étude paléontologique du groupe, consiste à rapporter les innombrables formes fossiles de Céphalopodes à l'une ou à l'autre de ces deux sous-classes. Pour un assez grand nombre d'entre elles (Bélemnitidés), le doute n'est pas possible, et nous connaissons de nombreux termes de transition entre les types les plus anciens de ce groupe et tous les Dibranchiaux actuels. De même toutes les formes paléozoïques se rattachent manifestement au type du Nautile. Mais pour le groupe si important des Ammonitidés, les

paléontologistes sont loin d'être d'accord. Ceux qui placent les Ammonitidés parmi les Dibranchiaux se basent sur la comparaison avec le type de Dibranchial actuel le moins modifié, le genre *Spirula*. Nous aurons donc, dès le début, à étudier avec détail les trois types principaux de coquille : Nautile, Ammonite, Spirule.

Caractères généraux de la coquille. — Typiquement, la coquille d'un Céphalopode peut être considérée comme dérivant d'un cône circulaire ou ovale, divisé en compartiments par des cloisons de même structure que la coquille elle-même. Ces cloisons sont sécrétées par la surface postérieure de l'animal. A mesure que celui-ci grandit, il s'avance vers l'ouverture de la coquille, et, à des intervalles plus ou moins éloignés, il isole par une cloison la portion de la coquille qu'il habite. et qu'on appelle *chambre d'habitation* ou *dernière loge*. Les cloisons sont régulièrement espacées, leur distance augmentant progressivement à mesure que le diamètre s'élargit. Ces cloisons à intervalles réguliers sont caractéristiques des Céphalopodes. Les Gastéropodes, on le sait, habitent en général leur coquille jusqu'à son extrémité, et quand ils sécrètent des cloisons, ces formations sont irrégulièrement disposées, et n'existent que vers la pointe.

La coquille peut être droite (*Orthoceras*), arquée (*Gyroceras*) ou enroulée (*Nautile*, *Ammonites*). Dans ce dernier cas, qui est le plus fréquent, l'enroulement se fait toujours, sauf à de rares exceptions autour d'un axe perpendiculaire au plan de symétrie de l'animal, de telle sorte que la coquille enroulée sera elle-même symétrique dans tous ses détails. Les tours de spire peuvent ne pas se toucher (*Spirula*, *Crioceras*) ; mais, ordinairement ils sont contigus et alors en général chacun d'eux déborde sur les côtés sur le tour précédent, et n'en laisse visible que la partie interne (Ammonite). On dit alors que les tours sont *embrassants*. L'*ombilic* est la région comprise à l'intérieur du dernier tour Il peut manquer complètement si celui-ci s'étend jusqu'au centre : le dernier tour seul est alors visible à l'extérieur.

L'abdomen de l'animal présente à sa partie postérieure un prolongement grêle qui s'étend à travers toutes les chambres cloisonnées jusqu'à la plus éloignée. Ce tube s'appelle *siphon membraneux ;* il traverse chaque cloison par un orifice dont les bords se recourbent souvent en avant ou en arrière pour former un repli tubulaire (*goulot siphonal*) qui peut s'étendre même d'une cloison à l'autre. Dans ce cas, l'ensemble de ces productions prend le nom de *siphon calcaire*.

Description de la coquille du Nautile. — La coquille du

Nautile vivant ou fossile est enroulée, à tours contigus. Les tours de spire peuvent être très embrassants et cacher la totalité des tours précédents, ou bien il reste au centre un ombilic creux qui montre une faible partie des tours précédents. La forme de la section est bombée. La coquille est épidermée à l'extérieur, nacrée à l'intérieur. L'animal occupe seulement la dernière loge, limitée par la dernière cloison formée. Il est orienté de telle sorte que sa face ventrale soit tournée vers l'extérieur, et sa face dorsale, au contraire, appuyée contre le tour précédent. On distinguera donc pour chaque tour de spire le côté *ventral* ou *externe* et le côté *dorsal* ou *interne*.

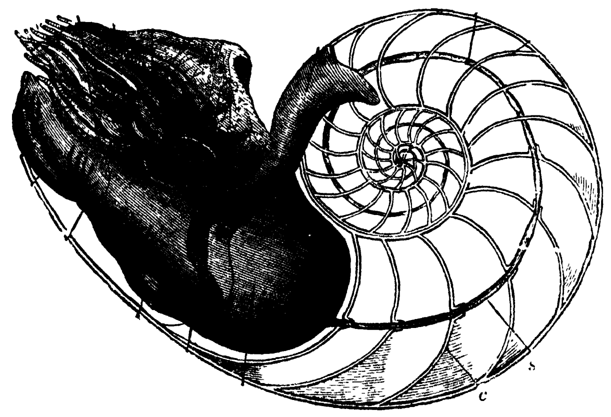


Fig. 330. — *Nautilus pompilius* L. Coquille coupée par le plan médian après la dernière loge occupée par l'animal : *c*, cloison ; *s*, siphon membraneux.

Les cloisons sont nacrées sur leurs deux faces ; leur forme est celle d'un verre de montre, concave en avant ; leur contour extérieur, et par suite la ligne de suture avec la coquille, est sensiblement plan ; si l'on suppose la coquille fendue et étalée sur un plan tangent, la suture se développe suivant une ligne droite ou faiblement ondulée. La face antérieure de la dernière cloison porte des empreintes de vaisseaux sanguins, et de plus une empreinte en fer à cheval que laisse le muscle qui fixe l'animal à sa coquille. Le siphon passe au centre de chaque cloison ; il se compose d'une membrane très faiblement incrustée de calcaire, protégée au niveau de chaque cloison par un repli tubuliforme de la cloison (*goulot siphonal*) dirigé en arrière : l'animal est dit *rétrosiphoné* (fig. 330).

Si l'on fait une section dans le plan médian de la coquille, on voit que les cloisons sont de plus en plus rapprochées à mesure

qu'on s'approche du centre de la spire. Au centre est un espace vide. c'est-à-dire que l'enroulement est d'abord assez lâche pour que le premier tour se recourbe à quelque distance des loges initiales. La coquille se termine en doigt de gant, sans renflement. La première cloison est très rapprochée du fond de la première loge, qui est ainsi bien plus courte que la suivante. Le siphon se continue sans interruption et vient se terminer en cul-de-sac contre la paroi de la loge initiale. Si après avoir cassé tous les tours de spire on examine, de l'extérieur, le fond de cette loge, on voit que tout près du point où aboutit le siphon, mais non pas juste en face, se trouve une dépression étoilée, qu'on appelle *cicatricule* (fig. 331).

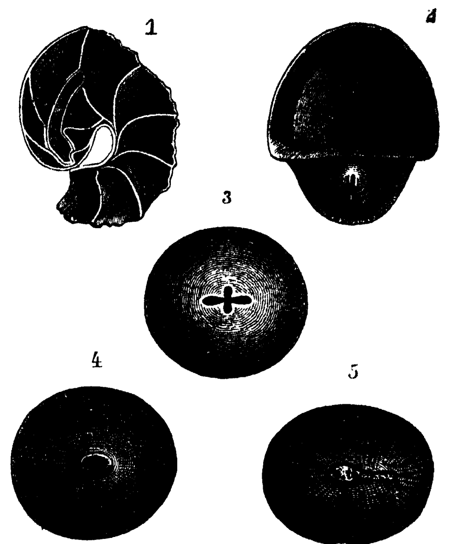


Fig. 331. — Coquille embryonnaire de Tetrabranchiaux. — 1, 2, *Nautilus pompilius*. — 3, *Orthoceras mundum*. — 4, *O. embryo*. — 5, *Cyrtoceras fugax* (Barrande et Branco).

Coquille d'une Ammonite. — Examinons maintenant la coquille d'une Ammonite, par exemple *Parkinsonia Parkinsoni* du Bathonien. L'enroulement se fait comme chez le Nautile, mais les tours sont bien moins recouvrants, et au centre de la coquille, la spire est bien visible. On admet que l'animal est placé comme chez le Nautile, la face ventrale tournée vers l'extérieur. Le siphon, qui reste placé toujours dans le plan médian, devient marginal, et se trouve tout contre la paroi externe ou ventrale. Les goulots siphonaux sont dirigés en avant, et l'animal est dit *prosiphoné*. Les cloisons, dont la convexité est tournée en avant, offrent sur tout leur pourtour des enfoncements dirigés alternativement en avant et en arrière; il en résulte que la suture n'est pas une ligne plane : développée, elle présentera des sinuosités. On appelle *lobe* toute sinuosité dirigée en arrière par rapport au plan transversal tangent au centre de la cloison, et *selle* toute sinuosité dirigée en avant. Les lobes et les selles alternent toujours. Toutes ces sinuosités se subdivisent à leur tour un grand nombre de fois; il résulte que le contour de la suture se com-

plique d'une foule d'indentations. L'ensemble de la figure est toujours symétrique par rapport au plan médian de la coquille. La figure formée par la suture est absolument constante dans une même espèce si l'on considère des cloisons du même rang. On conçoit dès lors que les variations de la ligne de suture puissent être utilisées pour la classification et qu'il faille en définir les éléments (fig. 333).

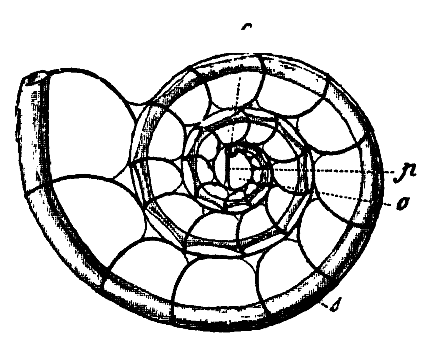


Fig. 332. — *Parkinsonia Parkinsoni* Sow. — *o*, loge initiale ; *c*, cæcum siphonal ; *p*, prosiphon ; *s*, siphon (Munier-Chalmas).

Pour figurer une ligne de suture, on la suppose étalée sur le plan tangent à la coquille perpendiculaire au plan de symétrie. La figure obtenue est naturellement symétrique. Chaque moitié se compose de deux portions : l'une correspond à la suture de la cloison avec la portion de la coquille qui s'appuie sur le tour précédent de la spire, c'est la portion *interne;* elle a beaucoup moins d'importance que la portion *externe ;* celle-ci correspond à toute la portion libre du tour de spire.

Fig. 333. — *Phylloceras heterophyllum* Sow. Une cloison en place, vue de face. — *pp*, coupe du plan tangent au tour précédent, *s'* ; *hl*, *hs*, lobes et selles auxiliaires externes ; *ihl*, *ihs*, lobe et selles auxiliaires internes ; *cs*, *el*, lobes et selles externes ; *sl*, *ss*, lobes et selles latéraux ; *il*, lobe interne (Quenstedt).

Dans le plan médian se forme presque toujours un lobe impair et de forme symétrique du côté externe (*lobe ventral externe* ou *siphonal*) et de même un lobe *dorsal interne* ou *antisiphonal*, du côté interne. Rarement ces lobes sont remplacés par des selles impaires. On distingue ensuite d'autres lobes situés entre le lobe externe et la suture. On convient (Mojsisowicz) d'appeler *lobes latéraux* ceux qui sont compris entre le lobe ventral et la trace de la suture spirale laissée par le tour *suivant* de la spire supposé enlevé, et *lobes auxiliaires* ceux qui sont

en dedans de ceux-ci, jusqu'à la suture du tour précédent.

On distinguera de même une *selle externe* (paire), des *selles latérales* et des *selles auxiliaires*.

Les lobes latéraux sont généralement au nombre de 2; les lobes auxiliaires font souvent défaut, de sorte que la suture est, dans ce cas, composée de 6 lobes et de 6 selles (4 paires et 2 impaires). C'est le cas de la plupart des ammonites jurassiques et crétacées.

La portion centrale de la spire n'est pas évidée comme chez le Nautile, si la coquille est bien conservée, mais le centre est occupé par la *loge initiale* appelée parfois *ovisac*, de forme globuleuse, sur laquelle s'applique étroitement le premier tour de spire. De cette loge part un canal étroit, qui est bientôt interrompu par la première cloison, et qui s'élargit bientôt en s'enroulant de manière à atteindre et dépasser le diamètre de la loge initiale. Le siphon se prolonge dans toute l'étendue du tube et se termine, ou plutôt prend son origine dans la loge initiale sous forme d'une ampoule en cul-de-sac. Ce *cæcum siphonal* n'atteint pas le centre de la loge initiale, mais il se prolonge par un mince filet calcaire appelé *prosiphon*, qui traverse toute la loge et va s'adapter à la paroi en face de la terminaison du siphon. La nature et le rôle de cet organe sont fort problématiques ; il n'a été vu que par M. Munier-Chalmas, mais ses préparations ne laissent aucun doute à cet égard.

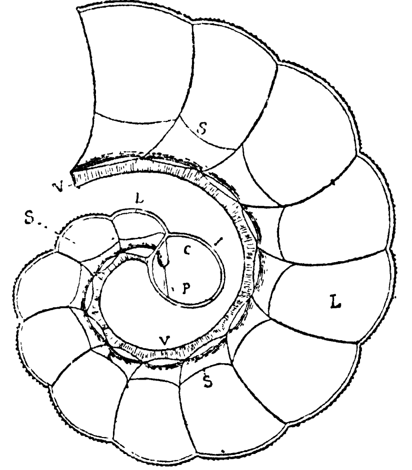


Fig. 334. — Coupe médiane d'une coquille de *Spirula Peroni* Lk. — V, paroi ventrale ; *s*, siphon ; *l*, loges successives ; *c*, cæcum siphonal ; *p*, prosiphon (Munier-Chalmas).

Si l'on regarde de l'extérieur la loge initiale d'une Ammonite, on ne voit jamais de cicatricules : la paroi est absolument lisse.

Coquille de Spirule. — Le genre *Spirula* est le seul parmi les Dibranchiaux vivants qui ait une coquille cloisonnée ; son étude présente donc la même importance que celle du Nautile et pour les mêmes motifs. Elle est enroulée dans un plan, et symétrique, mais les tours ne sont pas contigus comme chez le

Nautile. La coquille et les cloisons sont nacrées; les cloisons, en verre de montre, ont une suture absolument circulaire et plane. Il existe à la partie interne (ventrale) de la coquille un siphon membraneux recouvert par des goulots calcaires qui rejoignent les cloisons successives.

La loge initiale est sphérique, plus volumineuse que le canal qui en part; mais la première cloison se trouve tout à fait à son entrée, sans laisser place à un canal comme chez les Ammonites. Le siphon se prolonge en doigt de gant dans la loge initiale, et se rattache à la paroi latérale de celle-ci par un *prosiphon* (Munier-Chalmas).

Distinction entre les Dibranchiaux et les Tétrabranchiaux. Position systématique des Ammonitidés. — Nous allons maintenant discuter les différences qui existent entre la Spirule et le Nautile, et rechercher avec lequel des deux types les Ammonitidés ont le plus de rapport.

Nous verrons plus loin que la position du siphon n'a aucune importance. Le seul caractère que l'on puisse invoquer est tiré de la forme de la loge initiale.

Les Bélemnitidés, dont on connaît l'animal et qui sont incontestablement des Dibranchiaux, ont une loge initiale ovoïde, d'où part un tube étroit, comme chez les Ammonites.

Tous les Dibranchiaux pourvus d'une coquille qui a été externe pendant une période suffisamment longue du développement, présentent donc ce caractère. D'un autre côté, les Nautiles sont accompagnés dans les terrains anciens d'une foule de formes plus ou moins déroulées, qui présentent avec le genre *Nautilus* toutes les transitions, et dont la nature tétrabranchiale n'est pas douteuse. Or toutes ces formes n'ont pas de loge initiale globuleuse et présentent une cicatricule. M. Munier-Chalmas admet par suite que les premiers stades du développement ont une grande constance dans chacun des ordres, et que les Ammonites doivent être rattachées aux *Dibranchiaux*.

M. Douvillé, en comparant la face antérieure de *Morphoceras pseudo-anceps* avec celle des Argonautes vivants, arrive aux mêmes conclusions.

Mais cette opinion n'est pas admise sans contestation par tous les paléontologistes, et Zittel en particulier continue à considérer les Ammonites comme des Tétrabranchiaux. Cela tient à ce que la transition entre les deux groupes se fait d'une manière ménagée quand on considère la forme des cloisons et le siphon.

Par les diverses familles de Goniatites on peut en effet passer des Nautiles à suture simple aux Ammonites les plus compliquées, et la position du siphon ainsi que la direction des goulots siphonaux subit en même temps une évolution graduelle qui se retrouve dans les stades du développement d'une même Ammonite. D'autre part, il paraît bien probable que la première

chambre des Nautilidés n'est pas en réalité la chambre embryonnaire ; elle est en effet d'une forme bien irrégulière et sa grande largeur est peu en rapport avec son diamètre antéro-postérieur ; Branco et Hyatt ont d'ailleurs trouvé chez certains Orthocères une petite ampoule peu saillante, qui s'adapte à l'extrémité du tube et serait caduque dans la plupart des cas ; sa chute expliquerait la nature de la cicatricule. C'est dans cette ampoule (*protoconque*) qu'il faudra chercher l'homologue de la coquille embryonnaire des autres Mollusques.

Ces observations ne nous paraissent pas infirmer complètement les conclusions de M. Munier-Chalmas. Dans les Orthocères et les Nautiles, en effet, jamais le siphon n'aboutit en face de la cicatricule : il n'a donc pu passer par là pour aboutir à la loge initiale. En somme la transition entre les deux types n'est pas encore trouvée, et la solution de continuité se fait certainement entre les Nautiles et les Goniatites (1).

Ce n'est pas à dire pour cela que nous repoussions toute idée de filiation, même étroite, entre les Nautilidés et les Ammonitidés. Bien au contraire : le fait que les Ammonites pouvaient avoir 1 ou 2 paires de branchies n'est pas d'un intérêt morphologique considérable ; nous avons vu en effet à propos des Gastéropodes, que dans un même groupe un de ces organes pouvait exister ou avorter dans des familles très voisines (Haliotidés, Stomatellidés et Trochidés). Il est très probable que l'évolution qui du Nautile arrive aux Décapodes, et qui est due à un processus de perfectionnement de tous les organes très facile à concevoir, a dû se réaliser précisément dans ces formes telles que les Goniatites et les Ammonites, et fort probablement, si nous connaissions bien les animaux qui habitaient ces coquilles, nous attacherions une moins grande importance aux dénominations tirées du nombre des branchies.

En résumé, nous croyons devoir adopter la classification suivante : Les Céphalopodes se divisent en Tétrabranchiaux et Dibranchiaux. Ces derniers se divisent à leur tour en Ammonoïdes (coquille externe) et Bélemnoïdes (coquille interne). Les Bélemnoïdes comprennent les Décapodes et les Octopodes.

§ 2. — Morphologie de la coquille chez les Tétrabranchiaux et les Ammonoïdes.

Variations de forme. — Les variations de forme que subit la coquille des Céphalopodes sont de deux sortes : ou bien la coquille reste constamment externe, et les modifications ne se manifestent que dans le mode d'enroulement et la forme de la bouche ; ou bien la coquille devient interne, au moins à l'état adulte, et subit alors des additions et des réductions qui la modifient profondément. Ce cas est celui des Belemnoïdes, il sera étudié dans un chapitre ultérieur ; le premier, qui concerne les Tétrabranchiaux et les Ammonoïdes, va nous occuper d'abord.

On trouve chez les Tétrabranchiaux tous les degrés entre la

(1) Divers auteurs (Waagen, Fischer, Bather, Steinmann) tranchent la difficulté en faisant des Ammonoïdes un groupe distinct, intermédiaire entre les Nautiloïdes ou Tétrabranchiaux et les Bélemnoïdes ou Dibranchiaux.

coquille droite des *Orthoceras* et la coquille enroulée en tours multiples des Nautiles. On ne peut encore se prononcer sur la question de savoir si les formes droites ont précédé phylogénétiquement les formes enroulées, car elles apparaissent toutes en même temps, mais on sait que des formes enroulées dans le jeune âge peuvent se dérouler plus ou moins complètement, et ce phénomène se rencontre dans les groupes les plus divers et à des époques variées.

La coquille est droite chez *Orthoceras*, *Gomphoceras* et *Endoceras*, etc.; elle est légèrement arquée chez *Cyrtoceras* et *Glossoceras*. La spire apparaît chez *Gyroceras* et *Phragmoceras*, mais elle ne fait guère plus d'un tour et ne s'applique pas sur elle-même. *Nautilus* et *Hercoceras* sont enroulés dans un plan, à

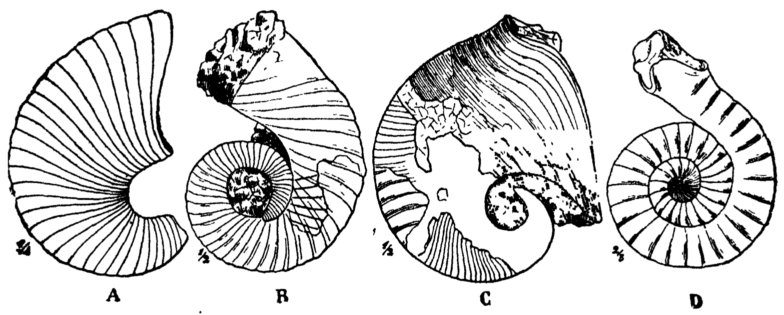


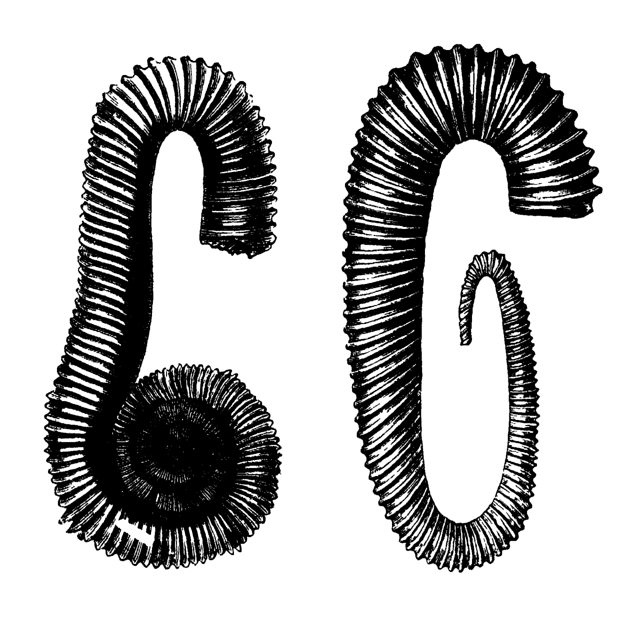
Fig. 335. — Courbure et enroulement des Tétrabranchiaux. — A, *Cyrtoceras depressum* Goldf. — B, *Trochoceras optatum* Barr. — C, *Phragmoceras Broderipi* Barr. — D, *Ophidioceras simplex* Barr. (A. Foord; B, C, D Barrande.)

tours contigus et plus ou moins embrassants. *Trochoceras* et *Adelphoceras* sont enroulés, mais non dans un même plan. Enfin *Lituites* et *Ophidioceras* présentent plusieurs tours de spire, puis la coquille s'accroît brusquement suivant la tangente (fig. 335).

Toutes ces formes sont paléozoïques. Nous verrons tout à l'heure qu'elles s'associent deux à deux d'après la forme de l'ouverture.

Les *Ammonoïdes* ne présentent pas de formes primitives droites ou arquées. Les types les plus anciens de Goniatites présentent seulement une particularité intéressante. Dans une seule espèce (*Mimoceras compressum*) du Dévonien inférieur, la coquille embryonnaire a plusieurs loges rectilignes ou faiblement arquées. Au contraire, une forme plus ancienne encore (*Anarcestes*) a tous les tours enroulés et contigus jusqu'à la première loge. A l'état adulte, les formes très embrassantes et peu embrassantes

se succèdent périodiquement dans chacune des séries indépendantes que l'on a tenté d'établir chez les Goniatites et les Ammonites. C'est seulement dans la période crétacée que la tendance au déroulement se manifeste chez les Ammonites. Elle frappe des formes qui appartiennent aux familles les plus variées, de sorte que le mode d'enroulement ne peut être à aucun degré caractéristique de groupes naturels.



A B

Fig. 336. — Lytoceratidés déroulés. — A, *Macroscaphites Ivanii* d'Orb. Barrêmien. — B, *Hamites rotundus* Sow. Barrêmien. — C, *Ptychoceras Pusozianum* d'Orb Barrêmien (d'Orbigny).

Les noms génériques donnés autrefois à ces formes déroulées (*Crioceras*, *Scaphites*, *Ancyloceras*, etc.), et qui ont été maintenus, sont pris maintenant dans des acceptions plus restreintes et mieux définies.

La coquille est enroulée dans un plan, mais les tours ne sont pas contigus chez *Crioceras*. *Scaphites* et *Macroscaphites* ont d'abord des tours contigus, puis la coquille s'accroît pendant un certain temps suivant la tangente, et revient ensuite brusquement en arrière. *Hamites* se recourbe trois ou quatre fois; *Hamulina* se compose de deux branches juxtaposées, qui devien-

nent contiguës chez *Ptychoceras*. Chez *Baculites*, la coquille est enroulée dans un âge très jeune, puis elle devient bientôt tout à fait rectiligne et acquiert une grande longueur. Chez *Turrilites* l'enroulement se fait suivant une spire conique comme chez les Gastéropodes (fig. 337) ; cette spire est sénestre et se déroule dans son dernier tour chez *Heteroceras*.

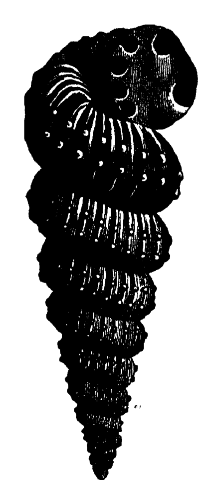


Fig. 337. — *Turrilites catenatus* d'Orb. Gault (d'Orbigny).

D'une manière générale, ces formes aberrantes ne se rencontrent que chez des familles sur le point de disparaître, dans des cas où les conditions de milieu deviennent défavorables; elles caractérisent un état pathologique, non pas de l'individu, mais, pour ainsi dire, du groupe entier. C'est ce qu'a démontré Hyatt, qui les considère comme dérivant de stades *gératologiques* et accidentels d'un groupe d'individus, stades qui, en vertu de l'accélération embryogénique, pourront apparaître de très bonne heure chez les descendants de ces êtres.

Forme de l'ouverture. — La forme de l'ouverture de la coquille chez les Céphalopodes présente souvent des caractères importants ; quoique rarement conservée, elle doit entrer en ligne de compte dans la diagnose des genres, et donne quelques renseignements sur l'organisation de l'animal.

Chez les Tétrabranchiaux, l'ouverture de la coquille peut être simple ou contractée. Dans le premier cas, le test ne se réfléchit ni en dedans ni en dehors (*Orthoceras*, *Nautilus*). Mais souvent aussi, le péristome se réfléchit brusquement et l'ouverture se trouve rétrécie. Elle peut même se réduire à une fente dilatée du côté ventral, disposée dans le plan de symétrie et prolongée sur les côtés par des lobes symétriques plus ou moins nombreux (1 à 3 paires). Il est vraisemblable que la dilatation ventrale de l'ouverture correspond à l'ouverture de l'entonnoir, et les lobes latéraux aux bras et aux yeux (Barrande, fig. 338).

Les formes à ouvertures simples ou contractées constituent au point de vue de la forme extérieure deux séries exactement parallèles, et à tout genre à ouverture simple défini par son degré d'enroulement correspond une forme semblable à ouverture contractée. Il est clair que l'on conçoit difficilement comment peut se produire l'accroissement dans une forme contractée.

L'ouverture de la coquille chez les Ammonoïdes présente des variations plus étendues. Dans beaucoup de cas elle est simple

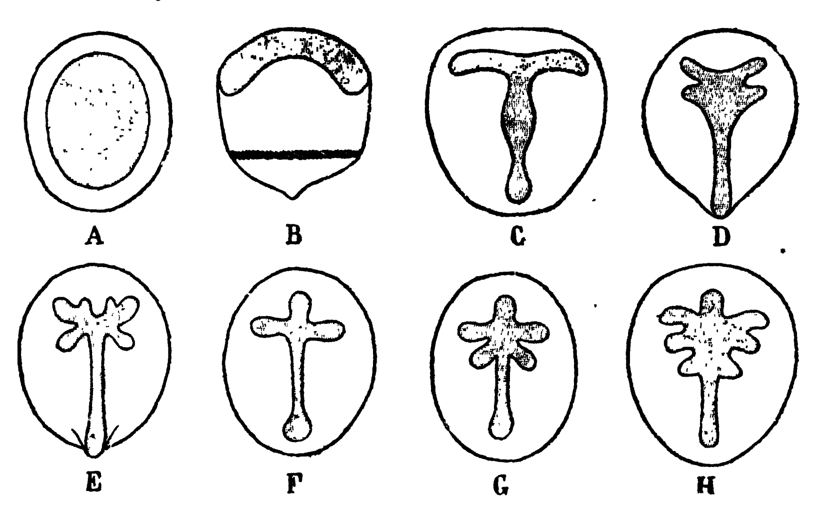


Fig. 338. — Forme de l'ouverture de la coquille chez les Tétrabranchiaux. — A, *Orthoceras*. — B, *Mesoceras bohemicum* Barr. — C, *Gomphoceras bohemicum* Barr. — D, *Tetrameroceras bicinctum* Barr. — E, *Hexameroceras Panderi*, Barr. — F, *Trimeroceras staurostoma* Barr. — G, *Pentameroceras mirum* Barr. — H, *Septameroceras septoris* Hall. (B à G, BARRANDE ; H, HALL.)

ou bordée d'un simple bourrelet réfléchi (*Ceratites*). Plus rarement le bord externe se réfléchit fortement et l'ouverture est contractée (*Lobites*, *Arcestes*).

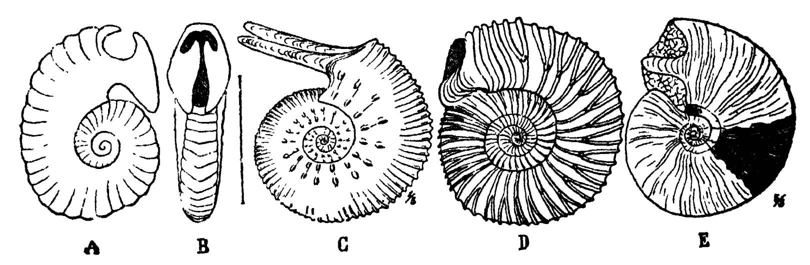


Fig. 339. — Forme de l'ouverture chez les Ammonoïdes. — A, B, *Haploceras cadomense* d'Orb. Bajocien. — C, *Cosmoceras Jason* Ziet. Callovien (D'ORBIGNY). — D, *Stephanoceras Braikenridgi* Sow. Bajocien. — E, *Harpoceras opalinum* Rein. Toarcien (ZITTEL).

Souvent il se développe sur chaque côté un prolongement en forme de lobe ou même d'épée appelé par M. Munier-Chalmas *apophyse jugale* (*Cosmoceras*, *Amaltheus*, etc.). Chez *Schlœnbachia* existe un long prolongement ventral.

Le type le plus intéressant est *Morphoceras pseudo-anceps* décrit par M. Douvillé. Le péristome se réfléchit de tous les côtés, et laisse 5 ouvertures dont le rôle est facile à définir : 2 ouvertures latérales, circulaires (*b*), correspondaient aux yeux ; 2 autres, plus près du côté dorsal, laissaient passer tout ou partie des

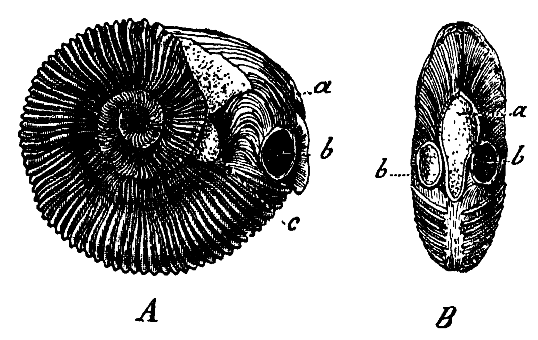


Fig. 340. — *Morphoceras pseudo-anceps*. — *a*, orifice médian ventral (bouche, entonnoir) ; *b*, orifices latéraux (Douvillé).

bras. L'ouverture centrale, allongée (*a*), correspondait en avant à la bouche, et en arrière, dans sa partie rétrécie, à l'entonnoir. La forme si curieuse de cette coquille indique que l'animal y était contenu en entier et ne pouvait en faire sortir que ses appendices.

M. Munier-Chalmas a développé récemment (1) l'opinion déjà émise sommairement par Quenstedt, que la présence et l'absence des apophyses jugales chez les Ammonites pouvaient être liées à des différences sexuelles. Il observe que dans certaines couches, les formes pourvues ou dépourvues d'apophyses jugales se correspondent exactement, espèce par espèce et présentent les mêmes ornements et les mêmes cloisons : ainsi dans le Bajocien aux *Cadomites* dépourvus d'apophyses correspondent les *Normannites* qui en sont pourvus. Ces derniers sont toujours un peu plus petits. Un pareil dimorphisme n'a rien d'invraisemblable ; on sait en effet que le mâle d'*Argonauta* est encore bien plus différent de la femelle ; il est même dépourvu de coquille. Des différences sexuelles ont été trouvées aussi par M. Fischer dans les coquilles de Nautiles et dans les formations internes des Seiches. Ces formes d'Ammonites considérées comme mâles se distinguent de plus par un arrêt rapide dans l'évolution des cloisons.

Dans cette hypothèse, on pourrait considérer les genres *Œcotrautes*, *Horioceras*, *Creniceras*, *Normannites*, comme représentant respectivement les mâles de *Oppelia*, *Distichoceras*, *Neumayria*, *Cadomites*. Ce travail de comparaison n'a été fait jusqu'ici que pour des formes du Bajocien.

Siphon. — Nous venons de voir que le siphon membraneux est un prolongement tubulaire de la partie postérieure de l'animal, qui se poursuit à travers les chambres cloisonnaires jusqu'à

(1) Munier-Chalmas, *C.R. somm. de la Soc. géol.*, décembre 1892.

la loge initiale. Pour comprendre sa signification morphologique, il faut s'adresser aux formes où cette production est le plus développée. Ce sont précisément des formes très anciennes, des Tétrabranchiaux du Silurien.

Chez *Piloceras* (Cambrien supérieur), les cloisons se recourbent en arrière, en laissant un très large siphon subcentral qui occupe près de la moitié du diamètre de la coquille. Cet espace n'était pas occupé entièrement par l'animal, car des feuillets emboîtés en forme d'entonnoir s'appliquent aux parois du siphon. Les sommets de ces entonnoirs sont réunis par un autre

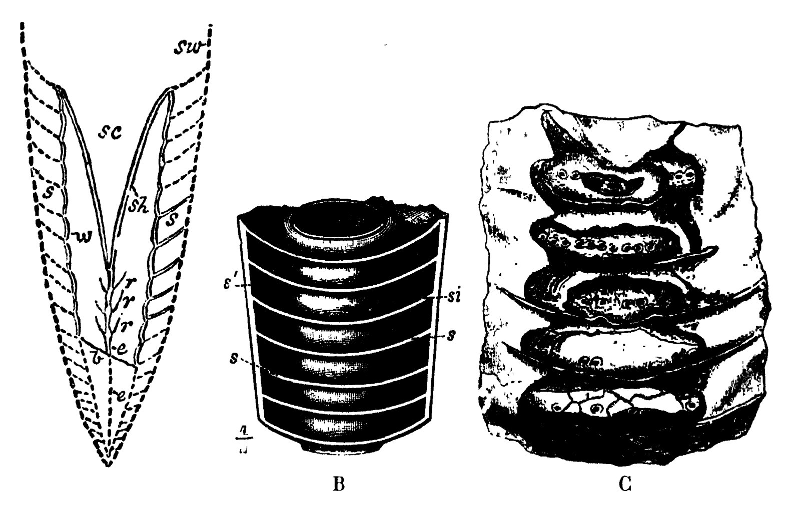


Fig. 341. — A, section verticale de *Piloceras amplum* Daws. — Les lignes pointillées marquent la restauration des contours proposée par Hyatt; *sc*, cavité du siphon; *sh*, sa gaine; *e*, *r*, endosiphon; *s*, septa; *sw*, paroi de la coquille. — B, *Orthoceras cochleatum* Schl. Bohémien, Gotland. La coquille brisée laisse voir le siphon, *si*, formé d'articles renflés et creux; *s*, cloisons; *s'*, parois. — C, *Actinoceras Bigsbyi* Bronn. Ordovicien (Foord).

tube. très mince, à parois propres, nommé *endosiphon*. *Endoceras* diffère du genre précédent par la position tout à fait marginale du siphon.

Chez *Actinoceras* le siphon est très large et central; il se renfle entre les cloisons successives et se rétrécit au niveau des cloisons. Son axe est occupé par un endosiphon étroit qui envoie, au niveau de chaque renflement, des canaux rayonnant dans un même plan. Ces canaux percent la paroi du siphon et font ainsi communiquer la loge annulaire extra-siphonale avec l'intérieur de l'endosiphon. La structure se simplifie beaucoup chez les Orthocératidés, où il n'existe plus qu'un seul tube, dénommé

siphon, qui court d'une extrémité à l'autre de la coquille. Il en est de même chez les autres Tétrabranchiaux et les Ammonoïdes, où le siphon est seulement beaucoup plus étroit et tout à fait cylindrique.

Un cas très curieux est fourni par le genre *Ascoceras*. Ce Céphalopode était récemment encore connu par des échantillons renflés, présentant d'un côté une portion (fig. 342, *a*) divisée en chambres par les cloisons convexes en avant, incurvées sur les côtés de manière à former la paroi latérale d'une large et longue chambre, appelée siphon (*b*). Cette dernière déborde en avant et en arrière de la région cloisonnée. Cette chambre se prolonge en arrière par un tube étroit et très court, perforant les dernières cloisons qui, elles, intéressent toute la largeur de la coquille (*c*). Cette disposition semble marquer le stade le plus simple et le plus primitif de l'apparition du siphon.

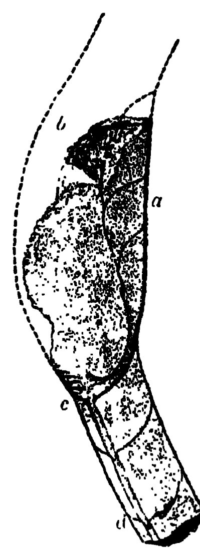


Fig. 342. — *Ascoceras*, montrant les stades *Orthoceras* et *Ascoceras* (Lindström).

Plusieurs échantillons décrits par Lindström en 1888 ont montré que l'on ne connaissait en réalité que la portion antérieure de la coquille du genre *Ascoceras*. Or la portion postérieure, qui a généralement disparu, est cylindrique, presque rectiligne, avec des cloisons parallèles et un siphon médian (*d*). Donc *Ascoceras*, après avoir été longtemps identique à un *Orthoceras*, modifie brusquement sa forme, s'élargit beaucoup, et ne sécrète plus de cloisons que sur un de ses côtés. Il n'est donc pas permis de considérer *Ascoceras* comme la forme primitive qui aurait donné naissance aux Orthocères et aux types voisins.

La nature morphologique du siphon n'est pas très difficile à élucider. Il est clair que chez *Piloceras* et *Endoceras* la cavité conique limitée par la dernière cloison en entonnoir était occupée par l'abdomen de l'animal. Le siphon membraneux plus ou moins grêle des autres formes peut être considéré comme un organe résiduel, rudimentaire, représentant l'abdomen de ces Céphalopodes et des Gastéropodes. Telle est l'opinion admise par Woodward, Zittel, Hyatt, etc. M. E. Perrier arrive aux mêmes conclusions par des comparaisons morphologiques. Pour lui, les Mollusques sont des animaux primitivement segmentés, et réduits ensuite à leur tête par coalescence des organes à la région

antérieure et avortement de la région postérieure. Le phénomène est d'ailleurs bien connu chez les Arachnides. Le siphon serait alors un organe résiduel analogue au postabdomen des Télyphones.

Quoique cette théorie nous semble tout à fait probable, elle laisse un point inexpliqué. Il est singulier qu'un organe résiduel se soit maintenu dans toute son intégrité depuis la période silurienne, et cela dans toutes les formes de Céphalopodes où la coquille est externe. Il est à supposer, par suite, que le siphon joue un rôle physiologique important dans la vie de l'animal, sans quoi il s'atrophierait certainement, au moins dans certains types. Ce rôle a été très discuté. Divers auteurs admettent que le siphon sécrète le gaz qui remplit les chambres cloisonnées. Ce gaz, analysé par Vrolik en 1843 chez le Nautile, est de l'azote presque pur. On conçoit, étant donnée la rareté des Nautiles et des Spirules, que de telles hypothèses n'aient pu jusqu'ici être directement contrôlées.

Position du siphon. — Le siphon est central chez la plupart des Tétrabranchiaux. Il est marginal chez *Phragmoceras*, *Endoceras*, etc. Parmi les Ammonoïdes, les Clyménidés seuls ont le siphon du côté interne de la spire ou dorsal. Les autres types ont le siphon du côté externe ou ventral.

Les goulots siphonaux sont dirigés en arrière chez les Tétrabranchiaux sauf deux genres, chez les Goniatites et les Clyménidés (Rétrosiphonés). Ils sont dirigés en avant chez les autres Ammonoïdes (Prosiphonés).

Structure de la coquille. — Le test de Tétrabranchiaux et des *Ammonoides* se compose de 3 couches, homologues de celles qu'on trouve chez les Gastéropodes, mais constituées d'une manière différente :

1° Un epiderme extrêmement mince, parfois coloré (*Nautilus*);

2° Une couche calcaire porcelanée composée de cellules calcaires de section arrondie ou ovale;

3° Une couche nacrée formée de lames alternantes de conchyoline et d'aragonite; cette dernière substance est composée de prismes dont l'axe est perpendiculaire à la surface. Par la fossilisation, de la calcite se substitue à la conchyoline et les lames minces d'aragonite continuent à donner les colorations caractéristiques.

La nacre est recouverte par des productions spéciales que Barrande a appelées *épidermides :* ce sont des sillons transversaux et des lignes ondulées qu'on rencontre sur le côté interne de la dernière loge.

Mâchoires. — Tous les Céphalopodes ont un appareil masticateur puissant qu'on a souvent comparé à un bec de perroquet renversé, la mâchoire supérieure est en effet recouverte par la mâchoire inférieure. La pointe de chacune des deux mâchoires est formée d'une substance cornéo-calcaire qu'on retrouve parfois à l'état fossile. Les fossiles décrits sous le nom de *Rhyncolites* sont des pointes de mâchoires de *Nautilus*. Les noms de *Rhyncoteuthis*, *Palæoteuthis* d'Orb., etc., s'appliquent à des formes un peu différentes. Les becs de Nautiloïdes se rencontrent à partir du Muschelkalk. L'on ne connaît pas de pièces que l'on puisse considérer comme appartenant à des mâchoires d'Ammonoïdes.

§ 3. — Classification.

1re Sous-Classe. — *TÉTRABRANCHIAUX* (1).

Animal de type primitif, à système nerveux en bandelettes, pourvu de 4 branchies et de 4 oreillettes; très nombreux tentacules.

Coquille externe, cloisonnée; suture des cloisons avec la coquille toujours simple. Goulots siphonaux ordinairement dirigés en arrière. Loge initiale tronquée, avec cicatricule.

Le Tétrabranchiaux sont les seuls Céphalopodes existant à l'époque silurienne, ils s'y développent avec un luxe incroyable de formes et d'individus et décroissent dans le reste de l'ère primaire. Deux genres seulement, *Orthoceras* et *Nautilus*, passent dans le Trias, et encore le premier s'éteint-il dans ce terrain. Le Nautile seul franchit toute la série des époques; mais il semble sur le point de disparaître.

En laissant de côté deux genres aberrants, *Bathmoceras* Barr. et *Notoceras* Barr., où les goulots siphonaux sont dirigés en avant, et pour lesquels M. Fischer a formé le groupe des *Prosiphonés*, on se trouve en présence d'un groupe d'une grande homogénéité. Les types principaux sont peu nombreux et peu éloignés les uns des autres; en revanche ils présentent une variabilité extraordinaire dans le détail. C'est ainsi que Barrande a cru pouvoir distinguer plus de 1,100 espèces d'Orthocères.

Hyatt a émis l'opinion assez vraisemblable que les diverses espèces de même aspect (droites, arquées, enroulées) que l'on range d'après la forme extérieure dans des genres spéciaux, ne sont que les divers stades de l'évolution de séries distinctes et parallèles de formes Nautiloïdes. Malheureusement la classification de Hyatt est tellement compliquée qu'elle est inapplicable.

(1) Barrande, *Syst. sil. Bohême*, vol. II, 1866-77. — Hall, *Pal. of N.-Y.*, vol. V, 1879. — Hyatt, *Genera of fossil Cephalopoda; Proc. Boston Soc. nat. hist.*, XXII, 1883. — Foord, *Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum*, 1888 et 1892.

Nous suivrons ici le groupement de Foord, qui n'est qu'une modification de celui de Barrande.

A. *Formes non enroulés à ouverture simple.* — Les ORTHOCÉRATIDÉS sont droits ou arqués, à siphon étroit, central ou subcentral, cylindrique.

Le grand genre *Orthoceras* Breyn comprend les formes

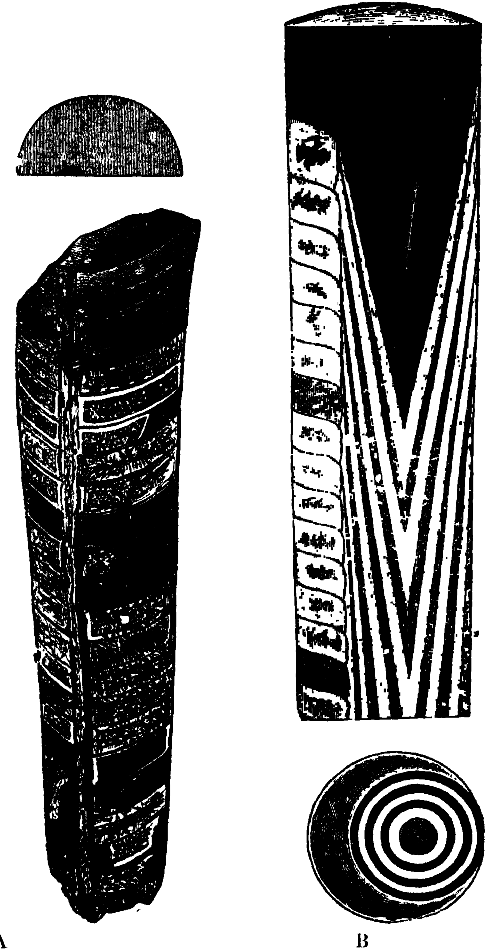


Fig. 343. — A, *Orthoceras Neptuni* Barr. Vue extérieure et coupes. — B, *Endoceras longissimum* Barr. Coupes longitudinale et transversale. — Silurien supérieur de Bohême (BARRANDE).

droites. Même réduit aux limites que nous admettons ici, il comprend encore plusieurs centaines d'espèces (?) fondées sur la forme générale, la forme de la section et l'ornementation. Il

apparaît dans le Cambrien supérieur (Trémadoc) et disparaît dans le Trias (3 espèces). Son maximum est dans le Silurien postérieur (fig. 343, A).

Cyrtoceras Goldf. (Cambrien-Carbonifère) est plus ou moins fortement arqué, souvent élargi à l'ouverture. Toutes les transitions existent entre ce genre et le précédent, surtout dans le Silurien supérieur (fig. 335, A).

Les Actinocératidés diffèrent des Orthocératidés par le fait que le siphon se rétrécit beaucoup au niveau de chaque cloison par l'apparition de bourrelets. Un *endosiphon* à paroi propre est rarement visible.

Souvent le moule interne des siphons est seul conservé sous forme d'articles successifs renflés ou de disques empilés. C'est le cas respectivement des formes décrites sous le nom d'*Huronia* Stokes et *Discosorus* Hall dont on a trouvé récemment la coquille entière (Silurien supérieur). *Actinoceras* Bronn va du Cambrien supérieur au Carbonifère (fig. 341,C).

Les Endocératidés sont caractérisés par leur très large siphon central ou marginal, pourvu de l'endosiphon que nous avons étudié précédemment. — *Piloceras* Salt. Coquille légèrement arquée (Cambrien supérieur). — *Endoceras* Hall. Coquille droite (Ordovicien) (Voir page 631, fig. 341).

Les Ascocératidés ont la coquille semblable à celle d'*Orthoceras* dans le jeune âge, puis s'élargissant brusquement et prenant un très large siphon latéral (Voir page 632, fig. 342). *Ascoceras* Barr. ; *Glossoceras*. Ouverture lobée ; forme plus grêle. (Silurien supérieur).

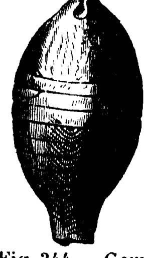


Fig. 344.— *Gomphoceras ellipticum* Barr. Bohémien (Barrande).

B. *Formes non enroulées, à ouverture contractée.* — Les Potériocératidés font une transition des plus nettes entre les formes à ouverture simple et celles à ouverture contractée. Chez *Poterioceras* M'Coy (Ordovicien-Carbonifère), la coquille se réfléchit en effet de manière à rétrécir l'ouverture, mais celle-ci ne présente pas de lobes. La coquille est faiblement arquée, renflée au milieu.

L'ouverture se contracte davantage dans les Gomphocératidés, qui constituent au point de vue de la forme extérieure un groupe exactement parallèle aux Orthocératidés (fig. 344).

Les formes courbées présentent exactement les mêmes variations que les formes droites auxquelles elles sont associées dans les mêmes couches. Ainsi *Oncoceras* Hall correspond exacte-

ment à *Poterioceras*, et *Phragmoceras* Sow. à *Gomphoceras*. Chez *Phragmoceras*, l'ouverture peut présenter 2, 4, 6, 8 lobes latéraux. Le siphon est marginal, ventral, c'est-à-dire situé du même côté que le lobe impair de l'entonnoir; l'enroulement est endogastrique (Silurien).

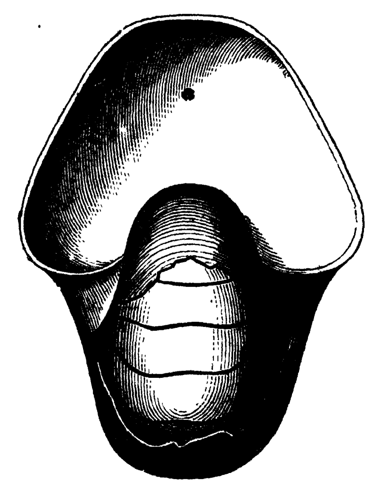


Fig. 345. — *Nautilus lineatus* Sow. Bajocien (d'Orbigny).

C. *Formes enroulées*. — *Gyroceras* de Kon, fait la transition entre les *Cyrtoceras* et les Nautiles : la coquille s'enroule en formant un ou plusieurs tours complets, mais non contigus. L'ouverture est simple. Silurien-Carbonifère.

Les Nautilidés ont la coquille enroulée dans un plan, à tours embrassants.

Nautilus Breyn (sens. lat.) est un genre très étendu, que l'on a divisé actuellement en très nombreuses sections qui pour beaucoup d'auteurs ont une valeur générique réelle. La coquille est enroulée, à tours contigus à ouverture simple (fig. 345).

Ordinairement la portion embryonnaire est simplement arquée, et s'enroule assez lentement pour que le premier tour laisse à son intérieur une perforation, même si la coquille est intégralement conservée. Ce fait semble mettre hors de doute que les Nautiles dérivent bien des formes simplement arquées.

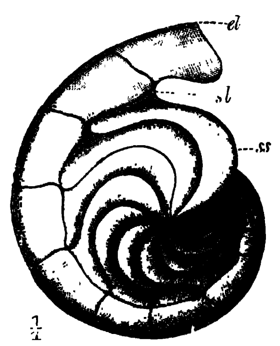
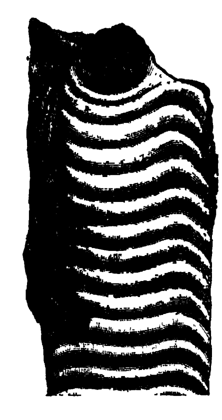


Fig. 346. — *Aturia zic-zac* Sow. Eocène.

Tous les autres caractères sont variables et servent à déterminer les nombreuses coupures. Ainsi la forme de la coquille peut être discoïde, et alors à section ovale ou bien élargie du côté dorsal ou ventral ; ou bien les tours sont embrassants à ombilic étroit ou nul (*Nautilus* ss. str.). L'ornementation n'est pas moins variable : elle peut se réduire aux stries d'accroissements, ou bien se composer de carènes longitudinales qui s'effacent parfois sur le dernier tour. La bouche est ordinairement

simple, mais chez *Pteronautilus* elle présente deux longues expansions latérales.

Lès cloisons sont généralement simples, en verre de montre, sans selle ni lobe ; mais fréquemment l'on voit apparaître des sinuosités qui conduisent progressivement aux cas réalisés dans les Dibranchiaux les plus inférieurs (*Goniatites*). Par exemple, dès le Carbonifère on voit apparaître un lobe médian interne (*Endolobus* M. et W.), ou externe (*Temnocheilus* M'Coy, *Discites* M'Coy). Des lobes latéraux s'ajoutent chez *Asymptoceras* Ryck. et *Barrandeoceras* Hyatt ; enfin *Aganides* Montf. a des lobes et des selles aussi marqués que les Goniatites les mieux différenciées.



Aturia Bronn (fig. 346) ressemble beaucoup aux Nautiles à tours très embrassants, non ombiliqués, mais la suture est très profondément sinueuse. Les goulots siphonaux sont très longs et s'emboîtent les uns dans les autres. Eocène, Miocène.

Les Trocholitidés (1) se distinguent par leurs tours simplement adjacents et par l'existence d'une incision ventrale à l'ouverture de la coquille qui peut parfois s'élargir en trompette. Les tours de spire sont simplement contigus chez *Trocholites* Conr. Mais souvent aussi (*Eastonioceras* Nötl., *Discoceras* Barr.) le dernier tour cesse d'être adjacent aux précédents, tout en restant enroulés dans un plan. C'est un acheminement au cas de la famille suivante. (Silurien).

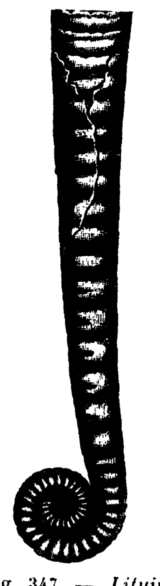
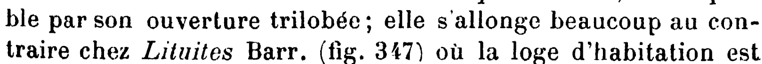


Fig. 347. — *Lituites lituus*, Ordovicien (Nötling).

Des formes semblables aux Nautiles ou aux *Trocholites* dans leur jeune âge, peuvent après avoir été enroulées pendant plus ou moins longtemps, se dérouler brusquement et présenter une portion rectiligne : c'est le caractère des Lituitidés. La portion rectiligne est très courte chez *Ophidioceras*, remarquable par son ouverture trilobée ; elle s'allonge beaucoup au contraire chez *Lituites* Barr. (fig. 347) où la loge d'habitation est



(1) Schroder, *Palæontographica*, 1891.

extrêmement étendue. L'ouverture présente 4 incisions séparant 4 lobes réfléchis en dedans. Silurien supérieur.

Enfin les Trochocératidés renferment les formes où l'enroulement ne se fait pas dans un même plan. L'ouverture est simple chez *Trochoceras* Barr. et contractée chez *Adelphoceras* Barr. du Dévonien de Bohême.

2e Sous-Classe. — *DIBRANCHIAUX.*

Céphalopodes pourvus de 2 branchies et de 2 oreillettes. Système nerveux à ganglions bien délimités. 8 ou 10 bras. Coquille externe, interne ou nulle. Loge initiale ovoïde ou sphérique, pourvue de prosiphon.

1er Ordre. — AMMONOÏDES.

Coquille toujours externe, cloisonnée.

Ce groupe prend naissance dans le Dévonien inférieur par des formes très voisines des Tétrabranchiaux (Nautilidés) dont elles diffèrent surtout par le caractère de la loge initiale. Ce sont les Goniatites, qui persistent dans le Carbonifère, et donnent naissance dans le Permien à diverses familles d'Ammonites.

Ces dernières prennent dans le Trias une importance considérable et deviennent les fossiles les plus abondants dans toute la durée de l'ère secondaire.

Développement des Ammonoïdes. — Le développement embryogénique des Ammonoïdes a été l'objet de nombreuses recherches de Sandberger, Keyserling, Laube Hyatt, etc. Le mémoire capital sur la question est celui de Branco (1), qui porte sur 64 espèces et n'a pas été surpassé. Cet auteur a décrit les loges initiales et les variations des premières cloisons dans les principaux types. Il montre comment ces différences peuvent être utilisées pour la classification, et met en évidence ce fait important, que les formes les plus élevées, ou Ammonites proprement dites, passent par des stades qui sont permanents chez les formes inférieures (Goniatites et Cératites).

Le développement post-embryonnaire des Ammonites présente aussi un intérêt considérable, car ces animaux évoluent pendant un temps très long, et des modifications apparaissent dans l'ornementation même quand l'animal a atteint une très grande taille. Un exemple classique est celui de *Peltoceras athleta*, de l'Oxfordien : les premiers tours de spire sont lisses ; les suivants portent des côtes simples, qui plus tard se garnissent de tubercules ; enfin les derniers tours ont seulement de forts tubercules sur deux rangées de chaque côté. Les lignes de suture subissent aussi parfois des modifications tardives, mais le fait est plus rare et doit être considéré comme prouvant des cas de dégénérescence. Actuellement tout travail sérieux fait sur un groupe d'Ammonites montre les divers stades par lesquels a passé chacune des formes décrites. Aussi nos connaissances sur la phylogénie de ces Mollusques font-elles des progrès rapides et constants.

(1) Branco, *Palæontographica*, 1879-80.

Loge initiale (fig. 332 et 348). — Tous les Ammonoïdes débutent par une loge initiale sphérique ou ovoïde qu'on trouve au centre de la spire dans les individus bien conservés. Cette loge initiale, large de $0^{mm},30$ à $0^{mm},70$, est l'homologue de la coquille embryonnaire des autres Mollusques et ressemble beaucoup, en particulier, à la protoconque des Gastéropodes, qui est seulement plus ouverte. La coquille se rétrécit ensuite en formant un tube, qui s'élargit graduellement en s'enroulant autour de la loge initiale. Les Goniatites les plus anciennes ont une loge initiale subquadrangulaire, de même largeur que le tube qui lui fait suite (fig. 348, 4, 4*a*, 4*b*).

Première suture. — A une petite distance de sa naissance, le tube qui

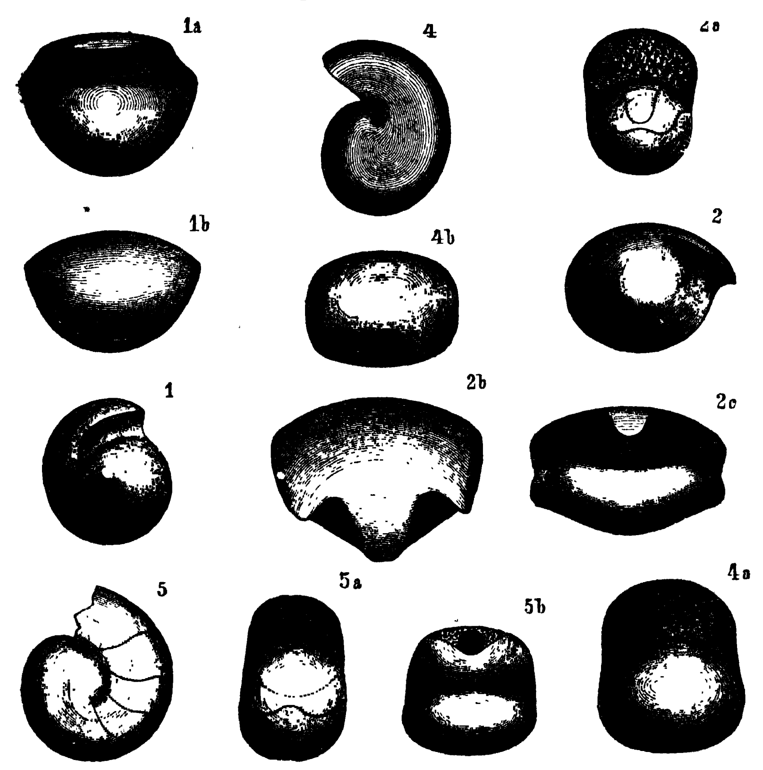


Fig. 348. — Forme des premières loges chez les Ammonoïdes. — 1, *Trachyceras erinaceus*; 2, *Phylloceras tortisulcatum*; 3, *Sageceras Haidingeri*; 4, *Goniatites multilobatus*; 5, *Clymenia undulata* (Branco).

fait suite à la loge initiale est coupé par la première cloison qui limite en avant la première chambre embryonnaire. Elle a une forme toujours très simple, mais présente cependant des variations qui ont été utilisées par Branco pour le groupement phylogénétique des Ammonoïdes.

Dans le cas le plus simple, toute la suture est dans un même plan ; si l'on développe la portion externe de cette ligne, on a sensiblement une droite, comme cela a lieu pour toutes les cloisons des Tétrabranchiaux et des Spirules. C'est le groupe des *Asellés* qui comprend les Goniatites les plus anciennes (fig. 348 A et 351).

Dans le second groupe (*Latisellés*) la suture s'incurve en avant, et présente ainsi une *selle* unique, mais il n'y a encore pas de lobe dorsal (fig. 348 1, 1*a*, 1*b*).

Cette selle est large et s'avance relativement peu. Ce groupe comprend les Goniatites les plus récentes et les Ammonites les plus anciennes, celles du Permien et une partie de celles du Trias. Dans le cas le plus compliqué (*Clydonites nautilinus*, p. ex.), près de la grande selle dorsale s'aperçoivent deux petits lobes latéraux, accompagnés de deux petites selles latérales. Cette suture ressemble alors tout à fait à la seconde suture des autres Latisellés. C'est un cas intéressant d'accélération.

Dans le troisième cas (*Angustisellés*), la portion externe de la suture est fortement recourbée en avant de manière à former une selle externe longue et relativement étroite, près de laquelle se voient les deux premiers lobes latéraux et les deux premières selles latérales (fig. 348, 2, 2*a*, 2*b*). La portion interne de la suture se complique aussi, et présente un lobe interne et deux selles internes. C'est le groupe des *Angustisellés* qui comprend toutes les Ammonites jurassiques et crétacées, ainsi que beaucoup de formes triasiques.

Deuxième suture. — Dans tous les Ammonoïdes la deuxième suture est conformée autrement que la première : elle montre toujours l'apparition du lobe externe qui échancre la selle externe. Il se forme ainsi une double selle externe, qui va persister dans tout le cours du développement ontogénique et phylogénétique. Ce lobe externe peut être plat ou profond, indivis ou à deux pointes. Dans la plupart des cas, à ces trois éléments s'ajoutent les deux premiers lobes latéraux et les deux premières selles latérales. Ainsi, dans les *Asellés* et les *Latisellés*, la deuxième suture diffère beaucoup de la première, tandis qu'elle en est peu différente dans les *Angustisellés*. Dans le cas le plus simple, qui est plus rare, les lobes et selles latéraux ne sont pas encore développés.

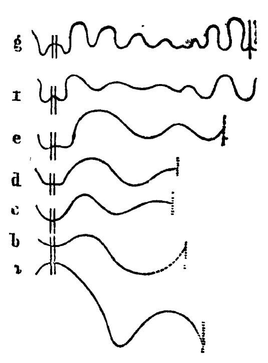


Fig. 349. — Premières sutures de *Sageceras Haidingeri* (Branco).

Stade Goniatite. — A partir de la troisième suture commence chez tous les Ammonoïdes le stade *Goniatite* caractérisé par plusieurs lobes et selles simplement ondulés (fig. 349). La troisième cloison et les suivantes diffèrent d'ailleurs assez peu de la deuxième et présentent, comme celle-ci dans le cas général, un lobe externe, deux selles externes, deux lobes latéraux et deux selles latérales. Les seconds lobes et selles latéraux se développent graduellement, en même temps que s'accentuent davantage les lobes et selles externes. Les lobes et les selles, à cet état, sont généralement arrondis, mais parfois les lobes se creusent davantage et se terminent en pointe, comme le fait est réalisé chez l'adulte des Goniatites du groupe des *Linguati* et *Lanceolati*. La portion interne de la suture subit des modifications analogues.

Toutes les formes d'Asellés ou de Latisellés où les sutures s'arrêtent chez l'adulte à l'un des stades précédents, constituent le groupe des *Goniatites*. Cette grande famille présente des types variés dont chacun marque un arrêt dans l'une des phases de développement que traversent les Ammonites proprement dites.

Stades Cératite et Popanoceras. — Les Ammonoïdes prosiphonés (Cératites et Ammonites), ne restent pas à cet état de simplicité. La ligne de suture se complique souvent par l'adjonction de selles et de lobes nouveaux, et, d'une manière plus générale, par la division des selles et des lobes existants (fig. 355). L'adjonction de nouveaux éléments (selles et lobes) se fait presque toujours du côté interne, c'est-à-dire à la suite des éléments déjà formés, en s'écartant de la ligne médiane externe. Cependant, dans quelques cas, de nouveaux éléments (lobes adventifs) apparaissent dans la région externe (*Sageceras*, *Pinacoceras*).

Le persillage des éléments se manifeste quand l'Ammonite a atteint 2-3 millimètres : dans les lobes apparaît une saillie, dans les selles une invagination. Ce processus commence sur la ligne médiane, tant pour la portion externe que pour la portion interne de la suture : il progresse ensuite, dans les cloisons suivantes, de chaque côté de la ligne médiane.

La transformation peut se faire de trois manières différentes :

Premier mode. — Tous les éléments se découpent l'un après l'autre : d'abord le lobe externe, puis les selles externes, les premiers lobes latéraux, et ainsi de suite. C'est le cas de la plupart des Ammonites jurassiques et crétacées, qui ne passent pas par le stade Cératite comme on le répète fréquemment d'après une assertion ancienne de Neumayr.

Deuxième mode. — Tous les lobes se découpent successivement par l'apparition de deux pointes limitant une petite selle : les lobes restent toujours entiers. Les choses peuvent en rester là (*Popanoceras*) (fig. 358), ou bien d'autres indentations apparaissent graduellement dans les lobes : c'est ce qui est réalisé chez l'adulte dans l'importante famille des Cératitidés. Le processus va toujours de la ligne médiane vers les côtes, de même que l'apparition de nouveaux éléments.

Troisième mode. — Parfois le stade Ammonite est atteint après que le stade Cératite a été réalisé : les lobes se découpent les premiers et les selles ensuite. Ce cas ne se rencontre que dans des formes du Trias (*Arcestes*, *Trachyceras*, *Tropites*). Cette transformation peut se faire d'ailleurs par deux procédés :

Dans un cas, les indentations des lobes gagnent progressivement les selles, et une espèce triasique de *Popanoceras* (*P. Lindströmi* Mojs.), s'arrête précisément à ce stade. Dans les Ammonites de ce type, les selles restent étroites, phylloïdes, bien limitées et allongées, découpées sur leurs côtés, mais terminées toujours par une extrémité arrondie : c'est le type *Monophyllien* (Beyrich). Quand le processus est poussé à son maximum, chacune des divisions latérales des selles primitives se comporte de même, se resserre et se découpe à sa base, tandis que les indentations n'atteignent pas le sommet qui reste arrondi (Ex : Cératites, Phyllocératidés, fig. 360).

Dans le second cas, les selles se découpent peu à peu sur tout leur pourtour (Tropitidés) par des denticulations d'abord égales. Quand les indentations se creusent et se divisent, le fait se produit aussi bien au sommet des selles qu'au fond des loges : c'est le mode *brachyphyllien* (Ex. : Tropitidés, Ariétidés et les familles qui en dérivent (fig. 366, C).

Position du siphon. — La position du siphon change notablement chez les Ammonites dans le cours du développement, de même que chez beaucoup de Nautilidés. Au début, il est généralement placé non loin du bord externe de la coquille : c'est le cas de la plupart des Ammonites triasiques, jurassiques et crétacées ; parfois il est juste au centre du tour de spire, et peut même être à l'intérieur dans la famille des *Tropitidés* (triasiques). Le siphon est proportionnellement bien plus large à ce stade qu'à l'état adulte : son diamètre atteint au début 1/3 de la hauteur totale de la section, tandis que plus tard il tombe à 1/30. Dans tous les cas, le siphon passe graduellement du côté externe, sauf chez les *Clyménidés*, qui sont précisément définis par la présence du siphon au bord interne au niveau.

Les goulots siphonaux sont toujours au début dirigés en arrière, même s'ils sont tournés en avant chez l'adulte. Ce fait intéressant, découvert par Branco, doit être rapproché de ceux qui ont trait au développement des cloisons : il montre que toutes les Ammonites passent au début par le stade Goniatite réalisé avec tous ses caractères.

Aptychus. — On trouve fréquemment associées aux coquilles d'Ammonites, soit à l'intérieur de la dernière chambre, soit séparément dans les mêmes couches, des productions spéciales,

symétriques, formées soit d'une seule valve, soit de deux valves réunies sur une ligne cardinale droite. On appelle *Aptychus* les formes bivalves et *Anaptychus* les formations univalves (fig. 350, A et 366, *an*). H. v. Meyer, qui les a le premier décrites (1831), les considérait comme des Acéphales particuliers dont les Ammonites se nourrissaient fréquemment. On est certain aujourd'hui qu'il s'agit seulement d'organes ayant appartenu aux Ammonites elles-mêmes.

Les Aptychus bivalves n'ont pas d'articulation proprement dite : les deux valves sont simplement juxtaposées. L'ensemble a la forme d'un cœur plus ou moins élargi.

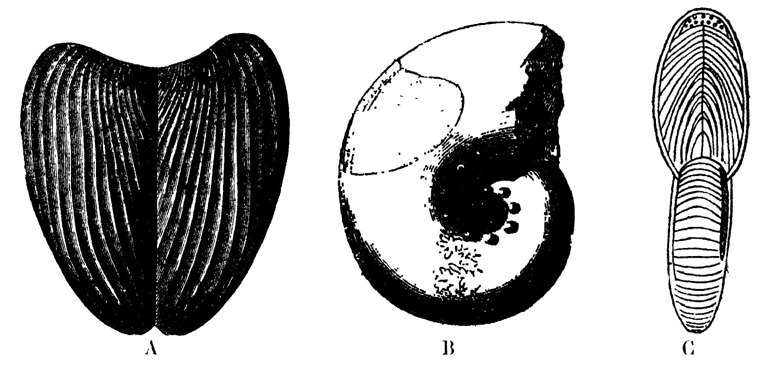


Fig. 350. — *Aptychus*. — A, *Aptychus lamellosus*, Kimmeridgien, Solenhofen. — B, Aptychus en place sur un moule d'*Aspidoceras circumspinosum*, Opp. (STEINMANN). — C, *Oppelia subradiata*, avec l'Aptychus fermant l'ouverture (OWEN).

Dans tous les cas, les Aptychus sont formés de 3 couches : la couche externe et la couche interne sont minces et diversement ornées. La couche moyenne, plus épaisse, est formée de prismes juxtaposés, s'appuyant obliquement les uns sur les autres.

La couche interne est formée de conchyoline, et peut souvent se continuer sans s'interrompre sur la ligne cardinale. Pour Steinmann, les Anaptychus ne seraient autre chose que cette couche interne conservée seule, les deux autres, qui devaient être bivalves, ayant disparu.

La forme et les caractères de structure des Aptychus présentent des variations nombreuses en relation avec les groupes naturels d'Ammonitidés. Nous considérerons, avec Fischer, trois groupes principaux :

1° *Aptychus celluleux*, très épais ; couche externe poreuse, couche interne striée (*Aspidoceras*, *Waagenia*) ;

2° *Aptychus imbriqués*, à couche externe pourvue de gros plis lamelleux (*Oppelia*, *Harpoceras*) ;

3° *Aptychus granuleux* minces, à couche interne fortement striée, à couche externe granuleuse (*Perisphinctes*).

Les *Anaptychus* se rencontrent chez *Psiloceras*, *Ægoceras*, *Arietites*, *Amaltheus*.

Les *Scaphites* ont des Aptychus à deux valves soudées sur la ligne médiane (*Synaptychus*, Fischer). Enfin des *Anaptychus* échancrés, cornés, reproduisant exactement la forme de l'ouverture, ont été décrits chez les Goniatites.

Les discussions innombrables auxquelles a donné lieu la nature de l'Aptychus sont encore loin d'être closes. Nous ne citerons que pour mémoire l'opinion des auteurs qui ont voulu y voir des plaques de Cirripèdes, des dents de Poissons, des coquilles de Lamellibranches, des valves d'Ostracodes, des loges de Siponcles, des coquilles internes de Dibranchiaux.

Rüppell a montré le premier que les *Aptychus* appartenaient aux Ammonites, et cette opinion n'est plus mise en doute aujourd'hui. Dans le Kimmeridgien de Solenhofen et dans le Lias de Curcy en particulier, on a trouvé de nombreuses Ammonites avec leur Aptychus en place (fig. 350, B), mais il s'agit de savoir ce que représente cet organe. Ici les hypothèses abondent.

Von Siebold et Braun ont pensé que les Aptychus étaient des coquilles de mâles de petite taille vivant en parasites dans le manteau de la femelle; L. de Buch en faisant des appareils de soutien, Deshayes, des pièces masticatrices de l'estomac, Burmeister, un appareil de protection du sac branchial et Valenciennes un appareil de protection de l'entonnoir, Meek et Hayden le regardaient comme une mandibule, Ihering comme des cartilages céphaliques, etc.

Arrivons aux hypothèses les plus sérieuses et qui rencontrent le plus de partisans.

Rüppel et, après lui, un grand nombre d'auteurs ont pensé que l'Aptychus devait jouer le rôle d'opercule et fermer plus ou moins exactement l'ouverture de la coquille. On a vérifié que fréquemment le contour extérieur de l'Aptychus correspondait exactement à la forme de la bouche de la coquille. Owen a même décrit un échantillon d'*Oppelia subradiata* où l'Aptychus se trouve précisément à cette place et ferme exactement l'ouverture (fig. 350, C); l'Aptychus serait dès lors sécrété par la face dorsale d'un organe analogue au capuchon du Nautile. Une objection sérieuse est tirée de la présence d'Aptychus dans des formes à ouverture contractée.

Une autre hypothèse, admise par Waagen, Keferstein, Zittel, consiste à voir dans les Aptychus des capsules destinées à soutenir ou à protéger des glandes nidamentaires : ils n'existeraient par suite que chez les femelles. Cette théorie s'appuie sur ce que l'Aptychus est situé précisément au point où sont les glandes nidamentaires du Nautile, et sur ce que la surface de ces organes, dans cet animal, a une certaine analogie avec celle de l'Aptychus. Elle explique aussi pourquoi l'Aptychus peut manquer ou exister dans des Ammonites semblables trouvées côte à côte. Mais entre autres objections on a fait valoir que toutes les petites Ammonites découvertes par Deslongchamps à l'intérieur de Sauriens et de Poissons dans le Lias de Curcy, avaient des Aptychus. Ces animaux ne se nourriraient donc que des femelles, ce qui est inadmissible. On a dit aussi que les glandes nidamentaires changeaient fréquemment de volume, et que de plus leur forme est inconciliable avec celle des Anaptychus impairs et médians.

La dernière en date des opinions émises sur l'Aptychus est celle de Steinmann. La structure de l'Aptychus montre, pour cet auteur, qu'il s'agit d'un cartilage calcifié. La position de l'Aptychus dans la plupart des échantillons est bien la position normale du vivant, la convexité s'adapte sur la concavité de la coquille. Steinmann décrit un échantillon d'*Ochetoceras Zio* Opp. plissé par pression latérale : il en conclut que les Aptychus, même imprégnés de calcaire, conservaient une certaine flexibilité. De leur position il déduit qu'ils devaient se trouver à la base de l'entonnoir et renforcer un cartilage formé de deux moitiés symétriques, donnant insertion à des muscles occluseurs du manteau. Un cartilage analogue, mais non calcifié, existe en effet chez divers Décapodes et Octopodes vivants : il sert à l'in-

sertion des rétracteurs de l'entonnoir, mais il disparaît chez d'autres formes où la musculature du manteau est plus développée et entre en relation avec les muscles de l'entonnoir.

Cette dernière opinion nous paraît la plus probable. Mais comme les preuves irréfutables font encore défaut, il nous a paru utile de signaler aussi les autres hypothèses les plus vraisemblables.

Classification. — La nécessité d'établir de l'ordre dans les innombrables espèces du grand genre *Ammonites* s'est fait sentir de bonne heure ; mais le premier essai de grande importance est dû à L. v. Buch (1832). Ce paléontologiste et ses successeurs, en particulier d'Orbigny, conservaient le nom d'*Ammonites* comme terme générique, mais ils subdivisent ce *genre* en *familles* dénommés par des épithètes (comme *Armati*, *Globosi*, etc.). Des termes génériques spéciaux ont été créés, surtout par d'Orbigny, pour les formes déroulées, voisines des Ammonites comme *Ancyloceras*, *Crioceras*, etc.

Suess et Hyatt (1868) ont les premiers divisé en véritables genres le groupe des Ammonites, qui passe alors au rang de famille. Leur exemple a été suivi universellement, et le nombre des genres s'accroît aujourd'hui dans une mesure qui n'est pas toujours justifiée. Neumayr réunit les genres existants en familles, et le groupe entier passe au rang d'ordre.

Le mémoire de Waagen sur la série des formes d'*A. subradiatus* a été le point de départ d'une tendance nouvelle : ces recherches ont prouvé que les Ammonites ont pu évoluer sur place dans nos mers, et qu'il était possible par suite de retracer l'enchaînement phylogénétique des espèces et même des genres, tout en tenant compte des variations qui se sont manifestées d'une localité à l'autre à une même époque. Dès lors les paléontologistes se préoccupent de plus en plus d'établir la classification phylogénétique des Ammonites, et grâce à la quantité immense de matériaux recueillis dans tous les pays du monde, les résultats obtenus sont tels qu'ils n'ont encore été dépassés dans aucun groupe du règne animal. La méthode employée est principalement la méthode embryogénique. L'évolution ontogénique est généralement très lente et une forme donnée subit alors de véritables métamorphoses. Presque toujours le stade qui précède celui que l'on considère comme adulte a déjà une taille assez notable et représente une autre forme adulte d'Ammonite qui se rencontre dans les mêmes assises ou dans des assises immédiatement précédentes ; une même Ammonite peut d'ailleurs présenter des stades assez nombreux pour retracer elle-même l'histoire d'ancêtres fort reculés (jusqu'aux Goniatites, par exemple).

Les recherches ainsi conduites ont mis en évidence un phénomène curieux et qui vient souvent ajouter des difficultés sérieuses aux déterminations et à la classification méthodique : c'est le fait de convergences, qui s'établissent entre des Ammonites d'origine très différente, et par suite très distinctes dans les premiers stades, et qu'on peut confondre à un âge plus avancé. Ces convergences sont principalement réalisées pour la forme extérieure et les ornements ; elles frappent principalement les formes qui ne sont pas très éloignées de leur origine commune, et toutes n'ont certainement pas encore été mises en lumière. Par suite plusieurs des genres aujourd'hui acceptés sont hétérogènes et devront être répartis dans des séries distinctes quand la phylogénie de toutes les espèces sera connue. Mais parfois aussi la convergence est plus accentuée et porte sur des caractères plus constants, comme les sutures des cloisons. C'est ainsi que dans le Crétacé, des formes appartenant à des groupes connus d'Ammonites typiques, simplifient leur cloison et ressemblent à de véritables Cératites : elles n'ont d'ailleurs aucune parenté avec les Cératites du Trias.

D'une manière générale on peut dire que les formes séniles, celles qui ne sont acquises par l'animal que s'il atteint une taille considérable, marquent une tendance à la simplification des ornements, et par suite se ressemblent beaucoup entre elles. Elles doivent être soigneusement distinguées des formes normales.

nous reste à indiquer quels sont les caractères invoqués pour servir de base aux grandes coupures nécessaires dans un ensemble aussi complexe. Comme l'a montré M. Douvillé, les caractères de l'ouverture n'ont pas une grande valeur, car ils se modifient beaucoup dans les genres voisins ou même dans le cours de la vie, et d'autre part ils font souvent défaut. L'*Aptychus*, plus constant, doit entrer en ligne de compte, mais il n'est pas toujours connu. La forme extérieure et les ornements varient beaucoup dans le cours de l'existence ; l'ensemble de leurs modifications fournit des caractères spécifiques et même génériques. Mais se sont surtout les sutures des cloisons qui peuvent servir à définir les familles, et l'on constate que les grands genres et les familles naturelles, quand elles sont bien établies phylogénétiquement, présentent une remarquable unité de plan dans la disposition des éléments suturaux.

Les familles d'Ammonoïdes peuvent être groupées en grandes divisions fondées sur d'importants caractères embryogéniques. M. Fischer a défini les sous-ordres par la direction des goulots siphonaux. Les Goniatites et les Clyménies les ont constamment dirigés en arrière ; le second sous-ordre comprend les formes où les goulots siphonaux, dirigés d'abord en arrière, sont tournés en avant à l'état adulte. Les Prosiphonés peuvent être classés d'après la forme de la première suture (Branco). Les Latisellés sont exclusivement triasiques, les Angustisellés comprennent des Ammonites triasiques et toutes les Ammonites jurassiques et crétacées.

Ces divisions ont été récemment critiquées par Holzapfel, qui fait observer qu'elles n'ont rien d'absolu ; elles ne correspondent pas à des groupes homogènes et indiquent seulement des stades d'évolution de séries distinctes et parallèles : ainsi, d'après les observations de Karpinsky, une même famille (Prolécanitidés) doit renfermer des formes appartenant aux deux sous-ordres. D'ailleurs le degré de complication de la cloison ne correspond nullement à la position du siphon, et il y a des formes prosiphonées à suture de Goniatites. Ces réserves sont parfaitement justifiées, mais, tant que les diverses séries phylogénétiques ne seront pas définitivement fixées, nous croyons utile de conserver l'ancienne classification qui groupe les familles suivant le stade de l'évolution auquel elles sont parvenues.

1er SOUS-ORDRE. — RETROSIPHONÉS.

Goulots siphonaux dirigés en arrière, même à l'état adulte. Lobes et selles simples, non dentés.

1re FAMILLE. — GONIATITIDÉS (1).

Siphon situé du côté ventral (externe). La première cloison appartient au type *asellé* ou *latisellé* de Branco.

Cette famille très importante comprend des formes exclusivement paléozoïques que l'on s'accorde à considérer comme formes ancestrales des vraies Ammonites. Les Goniatites sont déjà bien éloignées des Nautiles, dont elles diffèrent par la position externe du siphon, par la loge initiale sphérique, par la suture qui n'est jamais aussi simple : elle présente toujours en effet au moins un lobe et deux selles, à l'état adulte. On assiste dans cette famille, en s'adressant à des formes de plus en plus

(1) Karpinsky, Ueber die Ammoneen der Artinsk-Stufe. *Mém. Acad. Saint-Pétersbourg*, t. 37, 1889. — Holzapfel. *Pal. Abhandl.*, t. 5, 1889.

récentes, à la complication graduelle de la ligne de suture qui peut acquérir un nombre considérable d'éléments, sans que ces éléments présentent des denticulations.

Toutes les formes d'Ammonoïdes dont les cloisons présentent ce caractère de simplicité ne sont pas laissées actuellement dans les Goniatitidés : toutes celles où les goulots siphonaux sont tournés en avant à l'état adulte, sont considérées comme de véritables Ammonites. Nous verrons que les transitions sont graduelles, et d'ailleurs dans quelques formes récentes de Goniatites, le goulot siphonal est prolongé à la fois en avant et en arrière.

On a réussi à établir des lignes de descendances multiples entre les Ammonites et les divers groupes de Goniatites. C'est à l'époque permienne que se rencontrent les termes de transition.

La coquille des Goniatites est lisse : nous verrons qu'il en est de même des embryons de tous les Ammonites. Les tours sont très embrassants, et la forme est discoïde ou globuleuse, l'ombilic étroit et parfois profond. Il y a cependant des formes plates largement ombiliquées. En fait d'ornements il n'y a que des stries d'accroissement, parfois des tubercules et des côtes dans les formes les plus récentes.

Goniatites asellées. — Le développement embryonnaire des Goniatites présente des variations intéressantes qui montre comment s'est produite l'évolution progressive du groupe. Dans les espèces les plus anciennes, la cloison a une suture presque droite pourvue seulement d'une faible ondulation indiquant le lobe externe (*Asellés* de Branco). Dans ce groupe, trois formes peuvent être considérées comme primordiales :

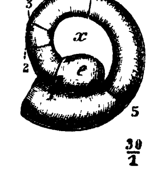


Fig. 351. — Premier tour de la coquille de *Mimoceras compressum* Beyr. (Dévonien moyen). — *e*, loge initiale ; 1-5, cloisons ; *x*, espace vide (Hyatt).

Mimoceras Hyatt. (*M. compressum* Beyr., fig. 351) débute par une loge ovoïde, close en avant par une cloison en verre de montre. Puis vient un tube spiral qui tourne autour de la loge initiale sans la toucher. Les cloisons, très rapprochées, forment des goulots siphonaux, dirigés en arrière. — L'analogie de cet embryon déroulé avec une jeune Spirule est tout à fait remarquable (la différence essentielle consiste dans la position du siphon qui est ici externe). L'adulte de *Mimoceras* est enroulé, discoïde, à large ombilic. La suture, très simple, a un lobe externe et deux lobes latéraux peu prononcés (Dévonien).

Anarcestes Mojs. est le second type primordial (fig. 352). L'em-

bryon est enroulé dès le début : les tours sont contigus, à section subcirculaire ; ils deviennent ensuite plus embrassants, et l'ombilic se rétrécit, les sutures cloisonnaires restent très simples, avec une selle très peu marquée (Dévonien).

Chez *Agoniatites* Meek le lobe latéral s'approfondit et il apparaît un petit lobe interne.

Une première complication de la suture apparaît chez les *Primordialinés* (Ex. *Gephyroceras calculiformis* Beyr.) où une selle médiane divise le grand lobe médian ; le lobe latéral s'approfondit (fig. 353, 1).

Goniatites latisellées. — La nouvelle selle se creuse à son tour d'un lobe médian chez les *Magnosellarinés* (Ex : *Sporadoceras Munsteri* v. Buch.). Il existe par suite de chaque côté deux lobes latéraux. Ces lobes s'approfondisent encore chez les *Glyphioceratinés* (Ex :

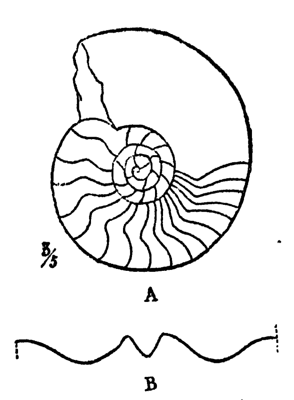


Fig. 352. — *Anarcestes subnautilinus* Schl. (Dévonien moyen).

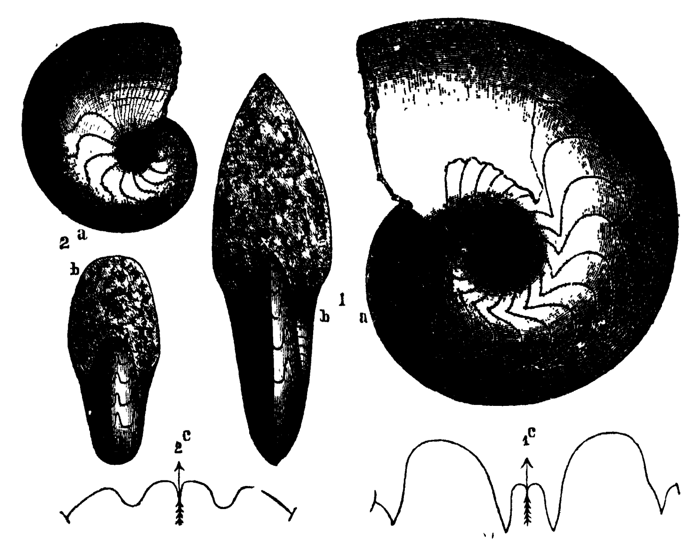
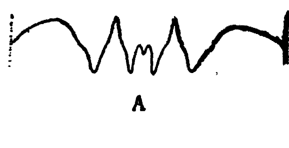


Fig. 353. — Goniatites asellées du Dévonien. — 1, *Gephyroceras intumescens* Beyr. ; 2, *G.* (*Tornoceras*) *retrorsus* v. Buch.

Brancoceras rotatorium de K.), qui sont la souche de l'importante famille des Tropitidés (Dévonien supérieur — Permien, fig. 354).

Enfin les *Prolécanitinés* montrent l'apparition de lobes et de

selles nouveaux, en plus ou moins grand nombre. Comme ces éléments prennent naissance sur la ligne médiane, celle-ci sera occupée tantôt par une selle, tantôt par un lobe, suivant l'espèce et le numéro d'ordre de la cloison. *Sandbergeroceras* Hyatt a les lobes arrondis comme les autres Goniatites : mais dans tous les autres genres, les selles restant toujours arrondies, les lobes deviennent aigus. Ces lobes peuvent présenter une indentation qui est la première indication du processus de complication de la suture qui va conduire aux Ammonites. Les Prolécanitinés sont précisément le groupe ancestral de deux familles d'Ammonites des plus importantes, les Arcestidés et les Phyllocératidés. Toutes les transitions existent entre ces formes dans les couches permiennes de la Sicile et de l'Inde et la limite est indécise.



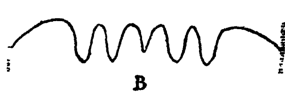


Fig. 354. — Sutures de Goniatites latisellées. — A, *Glyphioceras sphæricum* Mart. Calc. carbonifère. — B, *Sporadoceras Bronni* Münst. Dévonien supérieur.

Le tableau suivant, que nous reproduisons d'après Karpinsky

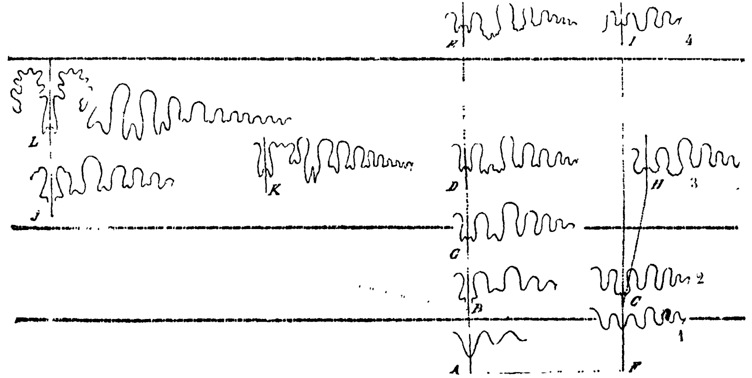


Fig. 355. — Phylogénie des Prolécanitidés. — A, *Ibergiceras;* B, C, *Pronorites;* D, *Parapronorites;* E, *Norites;* F, *Prolecanites;* G, *Paraprolecanites;* H, *Daraelites;* I, *Lecanites;* J, *Sicanites;* K, *Propinacoceras;* L, *Medlicottia.* 1, Dévonien sup.; 2, Carbonifère; 3, Permien; 4, Trias (d'après Karpinsky, abrégé).

et divers auteurs, résume les caractères des divers genres de cette famille dont la phylogénie a été établie avec grand soin par Karpinsky en suivant le développement ontogénique et l'ordre d'apparition. On voit que dans une première série (*Lécanitinés*, *F-I*), les lobes latéraux sont simples ou denticulés, mais non bifur-

qués. Dans une seconde (*Noritinés*, *A*-*E*) les lobes ont une tendance à se bifurquer. Enfin les genres de la troisième série (*J*, *K*, *L*), outre la division des lobes latéraux, accusent la présence d'une selle siphonale adventive. Cette selle devient très étroite, fortement découpée et arrondie au sommet, dans le genre *Medlicottia*. Waag. qui à cet égard est tout à fait isolé et marque une forme aberrante dans toute la série des Ammonites.

Karpinsky a montré que chaque forme passe par un stade

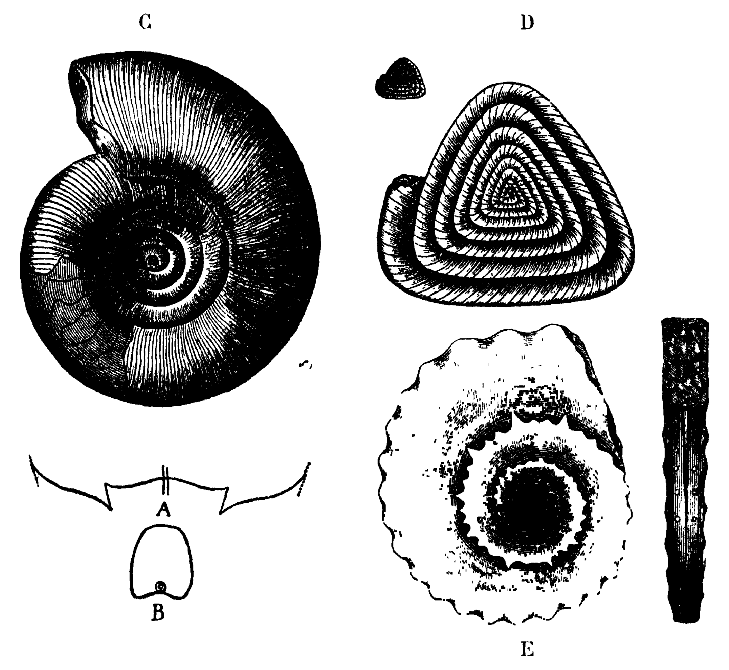


Fig. 356. — Clyménidés du Dévonien supérieur. — A, C, *Clymenia undulata* Münst. — A, suture montrant le siphon au milieu de la selle dorsale ; B, section d'un tour de spire ; C, coquille brisée sur une région montrant les sutures. — D, *Clymenia binodosa* Röm. — E, *C. paradoxa* Rom.

identique à celui de la forme qui le précède. Ainsi, dans le développement de *Medlicottia*, on retrouve très exactement les stades simples *Ibergiceras*, *Pronorites*, *Sicanites*.

De même *Norites* passe successivement par les phases *Ibergiceras*, *Pronorites*, *Parapronorites*, et ainsi de suite.

La famille des Prolécanitinés, telle que nous l'acceptons d'après Karpinsky, empiète sur le sous-ordre des Prosiphonés ; les formes les plus récentes, comme *Norites*, *Sageceras*, *Medlicottia*, sont prosiphonées et étaient rangées jusqu'ici dans la famille peu homogène des Pinacocératidés.

2e FAMILLE. — CLYMÉNIDÉS.

Siphon situé à la partie interne des tours de spire, c'est-à-dire directement appliqué contre la surface externe du tour précédent. Ce caractère persiste dans l'âge adulte. A d'autres points de vue les Clyménies ressemblent aux Goniatites. La loge initiale est ovoïde, les goulots siphonaux sont dirigés en arrière; la suture dans les cas les plus simples, présente seulement une selle externe, et deux lobes latéraux très peu profonds. Une selle médiane peut diviser le lobe externe; les lobes latéraux peuvent s'approfondir et devenir anguleux. Puis il peut se développer un second lobe latéral, donnant ainsi naissance à deux selles latérales de part et d'autre de la selle externe simple ou divisée. Enfin, des lobes adventifs peuvent apparaître au sommet des quatre selles.

Les Clyménies ont généralement au début des tours à section embrassante, semi-lunaire comme chez *Anarcestes;* puis les formes plus élevées présentent une forme discoïde, à section circulaire, peu embrassante ; enfin ces formes se changent en d'autres, comprimées, plus embrassantes, qui prennent des plis droits, espacés, qui annoncent ceux qu'on trouvera plus tard dans les premières Cératites Ce groupe, dont l'origine est inconnue, est limité au Dévonien supérieur. Il paraît s'être éteint sans laisser de descendants. *Clymenia* Münst. Renferme de nombreux sous-genres fondés surtout sur la suture, et formant des séries parallèles à celles des Goniatites.

2e SOUS-ORDRE. — PROSIPHONÉS.

Goulots siphonaux dirigés en avant.

1er Groupe. — Latisellés.

La première cloison forme une selle large.

1re FAMILLE. — ARCESTIDÉS.

Formes globuleuses, à ombilic réduit, où la dernière loge occupe plus d'un tour de la spire. Les sutures présentent tous les degrés de complication depuis la suture simple des Goniatites jusqu'au fin persillage des *Arcestes* Suess (fig. 357, A) qui sont de véritables Ammonites. Les formes les plus anciennes (*Agathiceras* Gem., etc.), trouvées dans le Permien de Sicile et de l'Inde par Gemmelaro et Waagen, s'allient étroitement aux

Goniatites du groupe des *Magnosellares* (*Tornoceras* et *Sporado-*

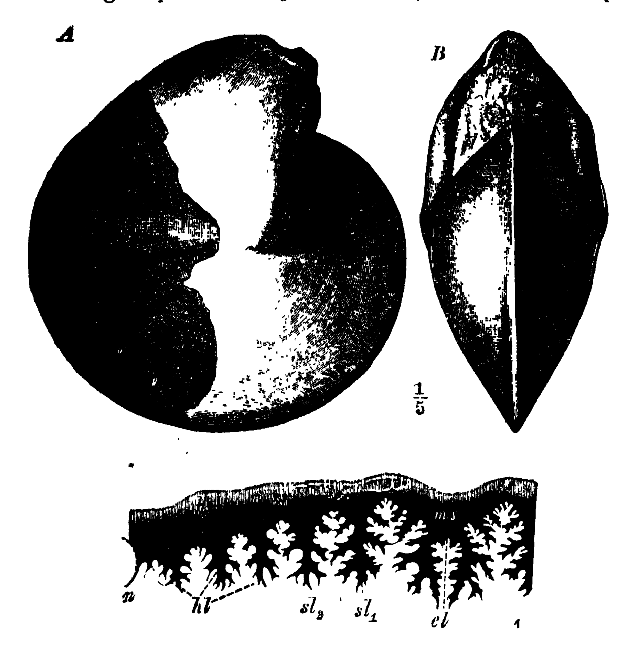


Fig. 357. — A, B, *Arcestes gigantogaleatus* Mojs. Norique, Salzkammergut. A, Vue de côté, le test conservé à droite ; B, vue de face, montrant la bouche contractée ; — C, *Arcestes subtridentinus* Mojs. Norique, Bakonyer-Wald. Ligne de suture : *cl*, lobe externe ; sl_1, sl_2, lobes latéraux ; *hl*, lobes auxiliaires (Mojsisovicz).

ceras), dont les distingue seulement la direction des goulots siphonaux chez l'adulte. La transition est donc absolument graduelle et la parenté des deux groupe ne peut faire aucun doute.

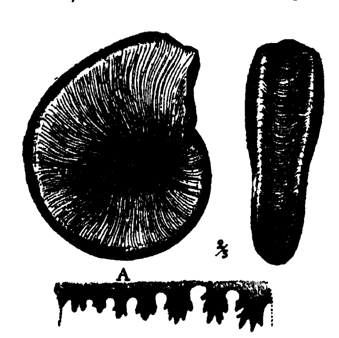


Fig. 358. — *Popanoceras multistriatum* Gemm. Permien de Sicile (Gemmelaro).

Popanoceras Hyatt (fig. 358) est le type de passage le plus intéressant. La coquille embryonnaire est étroitement enroulée comme chez *Anarcestes;* plus tard, apparaît une suture à nombreux éléments, selles arrondies et lobes aigus. Enfin à l'état adulte, les lobes se divisent et présentent deux ou trois pointes.

Lobites Mojs. est une forme remarquable du Trias alpin (Carnique) où les lobes sont entiers et aigus : la direction seule des goulots siphonaux distingue cette

forme des Prolécanitidés. Ajoutons cependant que l'ouverture est rétrécie par un repli du test ou un épaississement calleux.

Quelques formes permiennes et triasiques détachées de *Popanoceras* et formant le genre *Stacheoceras* Gem. montrent des selles plus allongées et des lobes plus découpés (*S. antiquum* Waag.) et conduisent à *Cyclolobus* Waag. (Permien, fig. 359). La suture présente de nombreuses selles découpées sur le côté et terminées par une tête arrondie; deux petites selles adventives près de la selle externe. Les formes de Sicile (*Waagenoceras* Gem.) n'ont que sept lobes auxiliares, tandis qu'il peut y en avoir jusqu'à dix-sept dans l'espèce type de l'Inde (*C. Oldhami* Waag).

Enfin la découpure suivant le mode monophyllien atteint son

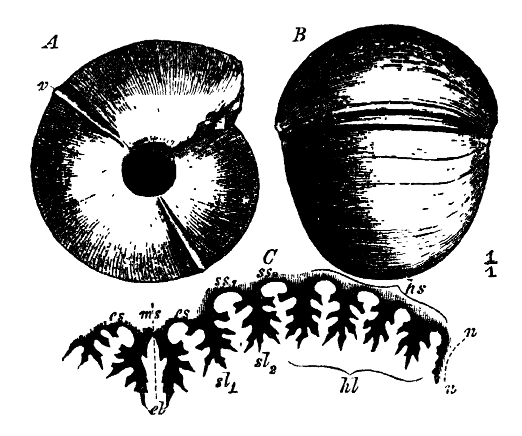


Fig. 359. — *Cyclolobus Stachei* Gem. Permien, Sicile (GEMMELARO).

maximum chez *Joannites* Mojs. du Trias (*J. Joannis Austriæ* Klipst).

Les autres Arcestidés accusent au contraire le type brachyphyllien : les dentelures des lobes atteignent rapidement les selles qui restent élargies et se découpent jusqu'à leur sommet. Les principaux stades de cette différenciation sont *Hyattoceras* Gem. (Permien de Sicile) à dentelures peu accentués; *Prosphingites* Mojs. (Trias inférieur de l'Olenek à suture de Cératite, puis *Didymites* Mojs. (Norien des Alpes) où les selles sont dentées sur tout leur pourtour, et enfin *Sphingites* Mojs. et *Arcestes* Suess du Trias alpin et oriental. Dans ces deux formes, qui diffèrent en ce que la première est discoïde, à large ombilic, et la seconde globuleuse, peu ombiliquée, les éléments de la suture sont profondément et très délicatement découpés.

Avec ces derniers genres, nous rencontrons pour la première fois le type Ammonite complètement réalisé : on voit qu'il est très ancien et remonte au Permien. Il évolue avec une irrégularité marquée; dès lors, les formes les plus élevées s'éteignent sans donner naissance à d'autres groupes d'Ammonites, tandis que des séries nouvelles se constituent sans interruption aux dépens de genres encore moins différenciés. Aussi dans la période triasique, on rencontre côte à côte les formes les moins élevées à côté de types très compliqués.

Le type Ammonite est d'ailleurs essentiellement polyphylétique et nous allons étudier maintenant des formes triasiques qui ont une origine différente.

2e FAMILLE. — TROPITIDÉS.

Les Tropitidés du Trias sont globuleux, à dernière chambre très grande, et diffèrent des Arcestidés par la présence de côtes, souvent tuberculeuses et aussi parfois de carène. Ils dérivent des *Glyphiocératidés*, Goniatites à éléments suturaux peu nombreux, et passent par le stade Cératite: la complication se fait par le procédé brachyphyllien. Le genre le plus ancien, *Thalassoceras* Gem. (Permien de Sicile), a déjà les loges et les selles grossièrement découpées. Les *Sagenites* Mojs. et *Juvavites* Mojs. sont aussi faiblement dentés; *Tropites*, Mojs. et *Hallorites* Mojs. ont une suture plus découpée.

Sibirites Mojs. est un genre curieux du Trias arctique. La coquille, petite, discoïde, a de fortes côtes incurvées et interrompues sur l'abdomen et ressemble tout à fait à *Schlotheimia angulata*, Ammonite bien connue de l'Infra-lias. Mais la suture est simple, à selles entières, avec deux lobes latéraux légèrement dentés.

3e FAMILLE. — CÉRATITIDÉS.

Formes ombiliquées, à dernière loge courte occupant au plus les trois quarts du dernier tour. Lobes dentés, selles entières. On a dénommé longtemps *Ceratites* tous les Ammonoïdes qui présentaient ce caractère. Les recherches récentes ont permis de repartir plusieurs de ces formes dans d'autres familles. Les Cératitidés ainsi limités sont caractérisés en outre par la multiplicité des éléments suturaux et l'existence de côtes, de plis ou de tubercules.

Cette famille apparaît dans le Permien de l'Inde : elle est surtout caractéristique du Trias et y prend une certaine importance. Mojsisovicz admet qu'elle dérive des Clyménidés. Mais les autres

auteurs la considèrent comme dérivée des Goniatites du groupe des Glyphiocératidés; elle serait dès lors voisine de la famille précédente. On peut la diviser avec Mojsisovicz en deux séries qui ont évolué parallèlement :

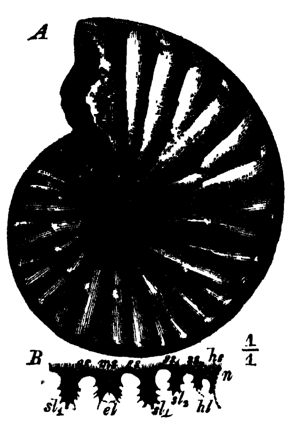


Fig. 360. — A, *Ceratites trinodosus* Mojs. Muschelkalk, Bakony. — B, *C. binodosus* Hauer. Ligne de suture : *hl*, lobe auxiliaire; *es*, selles externes; *ms*, selle médiane, etc. (MOJSISOVICZ.)

1° Les DINARITINÉS ont un ombilic large, de forts plis à gros tubercules espacés. *Dinarites* Mojs. n'a qu'un lobe latéral; les lobes n'ont qu'une ou deux pointes ; *D. nudus* Mojs. *Ceratites* de Haan (ss. str.), a deux lobes latéraux, et les autres lobes ont plusieurs dents (*C. nodosus* de Haan (fig. 360).

2° Les TRACHYCÉRATIDÉS se distinguent par des côtes spirales et des côtes rayonnantes formant à leur rencontre un petit tubercule. *Tirolites* Mojs. correspond par sa suture à *Dinarites* (*T. Cassianus* Quenst.), et *Trachyceras* Laube (fig. 361) à *Ceratites* (*T. Aon* Münst.).

A ces formes types Mojsisovicz a adjoint des formes présentant

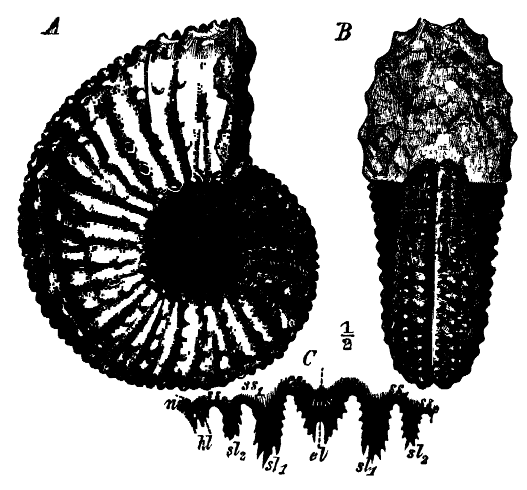


Fig. 361. — *Trachyceras Archelaus* Laube. Norique, Bakony (MOJSISOVICZ).

les déformations dont nous avons plus haut signalé la généralité. La coquille peut se dérouler et perdre sa forme habituelle. Ainsi

Choristoceras Hauer a d'abord des tours non embrassants, seulement contigus, et plus tard se déroule à la manière des *Crioceras*. *Cochloceras* Hauer est turriculé comme un Gastéropode (les selles et les lobes sont simples) et *Rhabdoceras* Hauer est même droit comme un *Baculites*. Ces formes du Trias supérieur ou du Rhétien, correspondent à un stade pathologique et régressif d'un groupe en train de s'éteindre, qui reprend les caractères extérieurs d'ancêtres très éloignés.

2e *Groupe*. — *Angustisellés*.

Selle de la première cloison embryonnaire étroite.

4e FAMILLE. — PINACOCÉRATIDÉS.

Débarrassée des formes à suture de Cératites et de Goniatites, rapportées par Karpinsky aux Prolécanitidés, la famille des *Pinacocératidés* se réduit au genre *Pinacoceras* Mojs., dont l'origine, encore douteuse, doit peut-être être recherchée dans les Prolécanitidés. La suture a de très nombreux éléments qui peuvent être faiblement dentés ou bien au contraire présenter des découpures extrêmement ramifiées. Trias (fig. 362).

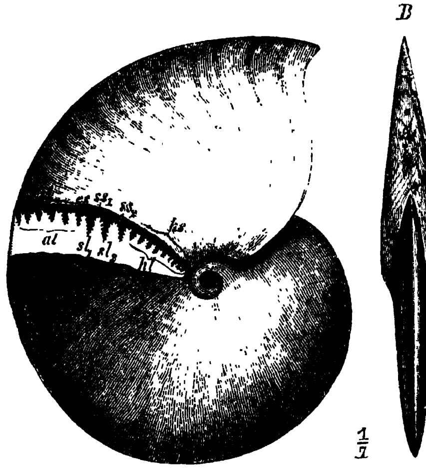


Fig. 362. — *Pinacoceras parma* Mojs. Norique, Salzkammergut (Mojsisovicz).

5e FAMILLE. — PHYLLOCÉRATIDÉS.

Lobes et selles nombreux, décroissant régulièrement, découpés suivant le mode monophyllien ; les selles et leurs subdivisions se terminent par des têtes arrondies. Pas de lobe adventif à la selle externe. Coquille lisse, avec de fines stries d'accroissement, parfois des bourrelets saillants, espacés.

Cette famille dérive directement de *Popanoceras ;* le jeune de *Monophyllites Suessi* rappelle exactement l'adulte de *Stacheoceras antiquum*. Dans les formes les plus anciennes, *Megaphyllites* Mojs. (fig. 363) et *Monophyllites* Mojs., le pourtour des selles a de sim-

ples indentations. Mais *Phylloceras* Suess. et *Rhacophyllites* Zitt. (Trias, Jurassique) sont plus fortement découpés, les espèces les plus récentes ayant la suture la plus compliquée.

Megaphyllites et *Phylloceras* ont une forme très involute, à ombilic très étroit. Ce dernier genre, qui dérive du premier, a joué un grand rôle dans les dépôts méditerranéens du Lias inférieur au Crétacé supérieur

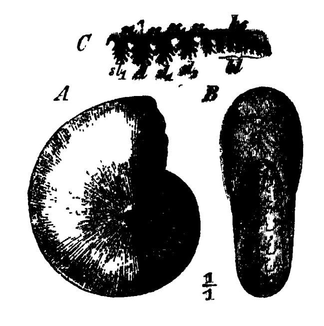


Fig. 363. — *Megaphyllites Jarbas* Münst. Carnique, Saint-Cassian (Mojsisovicz).

Fig. 364. — *Phylloceras heterophyllum* Sow. Lias supérieur (Zittel).

(*P. heterophyllum* Sow. Toarcien, fig. 364; *P. Rouyanum* d'Orb. Néocomien; *P. ptychoicum* Q. Tithonique). *Monophyllites* du Trias alpin et *Rhacophyllites* (Trias, Jurassique) sont moins involutes, la forme est discoïde et l'ombilic large (*R. tortisulcatum* d'Orb. Tithonique).

6e FAMILLE. — LYTOCÉRATIDÉS.

Cette famille se distingue par le nombre très restreint des éléments de la suture, qui se réduisent à une selle externe et deux selles latérales. Ces éléments sont profondément découpés suivant le mode brachyphyllien. Chaque selle est profondément bifide.

La denticulation est plus simple dans certaines formes du Lias inférieur (qui persistent jusqu'au Néocomien) et font la transition aux *Lecanites* du Trias, dérivant eux-mêmes des Prolécanitidés (*Pronorites*). Les tours de spire sont peu embrassants, presque adjacents; côtes simples, parfois tuberculeuses, avec des bourrelets plus ou moins espacés.

Lytoceras Suess. est très abondant dans le Jurassique et le

Néocomien (*L. fimbriatum* Sow. fig. 365, *L. tripartitum* Rasp. Bathonien).

Les Lytocératidés sont remarquables par la tendance au déroulement qui s'accuse pendant toute la période crétacée et donne naissance à de nombreuses formes dont la parenté avec les *Lytoceras* est manifestée par l'identité de la suture et des orne-

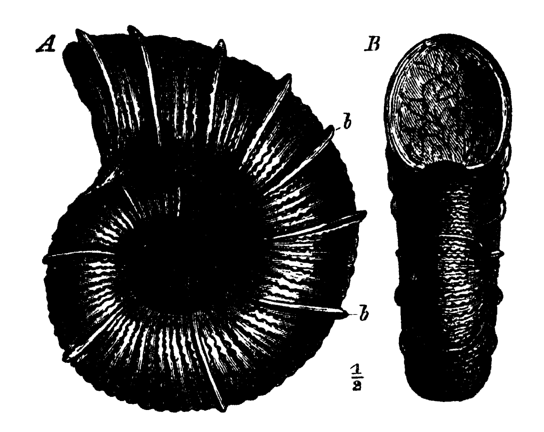




Fig. 365. — *Lytoceras fimbriatum* Sow. Lias moyen ; *b*, bourrelets (d'Orbigny).

ments. Chez *Macroscaphites* Meek, l'animal reste longtemps identique à un *Lytoceras* (*L. recticostatum* d'Orb.), puis brusquement le dernier tour s'écarte tangentiellement de la spire, puis revient en arrière (*M. Ivanii* d'Orb. Barrêmien (fig. 336, A). *Pictetia* Uhlig représente dans ce groupe la forme dite Criocère, à tours enroulés mais non contigus (*P. Astieriana* d'Orb. Albien). Chez *Hamites* Park. (fig. 336, B), les échantillons les plus complets que l'on connaisse montrent trois courbures à 180°.

On ne connaît pas la portion embryonnaire. *Hamulina* se compose de deux longues branches étroitement appliquées.

Turrilites Lk. (fig. 337) est enroulé en spirale conique sénestre ; la surface est ornée de côtes ou de tubercules. Nombreuses espèces dans le Crétacé (*T. costatus* Brongn. Cénomanien). Le dernier tour se détache chez *Heteroceras* d'Orb. (*H. polyplocum*, Turonien), et les tours ne sont pas contigus chez *Helicoceras* d'Orb. (Crétacé moyen).

Baculites est enroulé en spire plane dans un âge très jeune, mais bientôt la coquille devient et reste droite, à section elliptique. Crétacé (*B. anceps*, Danien). Les découpures de la suture s'atténuent fréquemment dans ce genre, l'un des derniers persistants du groupe entier des Ammonoïdes.

7e FAMILLE. — PTYCHITIDÉS.

Famille polymorphe, montrant tous les passages de véritables Goniatites à des Ammonites très différenciées. A ce titre, cette famille est intéressante, comme intermédiaire entre les Goniatidés à suture linguatiforme, c'est-à-dire à lobes et selles arrondis (*Pharciceras*) et, d'autre part, l'une des familles les plus importantes du terrain jurassique (Ariétidés).

Le point de départ de la série est *Daraelites* Gemm., du Permien de Sicile, où les lobes et les selles sont arrondis et entiers, sauf le lobe siphonal qui a trois pointes. Cette forme est considérée par Karpinsky comme appartenant aux Prolécanitidés (fig. 335, H). *Meekoceras* Hyatt (Trias alpin) présente le stade Cératite, et chez *Ptychites* Mojs. (Trias alpin) les éléments se découpent davantage par le mode brachyphyllien. Toutes ces formes sont très involutes.

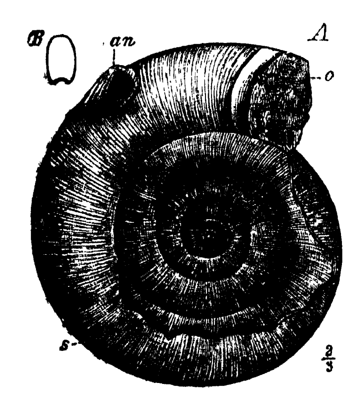
Une seconde série est au contraire discoïde, à large ombilic. Au stade Cératite, elle est représentée par *Xenodiscus* Waag. (Permien de l'Inde) et se continue par *Gymnites* Mojs. (Trias) où la suture est finement découpée. Ce genre est, pour Hyatt, la souche des Ariétidés. Il existe en effet des termes de passage à large ombilic, à section ovale, où la suture est un peu plus simple et qui mènent au genre important *Psiloceras* du Rhétien.

8e FAMILLE. — ARIÉTIDÉS.

Coquille plate, discoïde à tours très peu embrassants. Dernière chambre longue, occupant dans les formes anciennes plus d'un tour, et trois quarts seulement dans les formes plus récentes. Test lisse, ou pourvu de plis ou de côtes simples et non falciformes. Suture simple, devenant plus dentée chez les formes élevées ;

deux lobes latéraux, lobes auxiliaires peu développés. Abdomen jamais cordé.

Dans un récent travail d'une grande importance (1) Hyatt s'est appliqué à rechercher le développement phylogénétique des formes qui composent cette famille en examinant la série des stades parcourus par un même individu aux différents âges. Cette étude a porté sur la plupart des espèces connues d'Europe et d'Amérique. La seule critique qu'on puisse lui adresser, c'est une multiplication trop grande des coupures génériques : nous serons obligé, pour rester dans les limites observées pour les autres familles, de laisser de côté plusieurs des genres nouveaux définis par Hyatt.



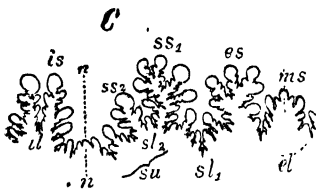


Fig. 366. — A, B, *Psiloceras planorbe* Sow. (Rhétien) montrant l'anaptychus, *an*, en place ; *e*, rétrécissement de l'ouverture ; *s*, coquille ; B, coupe d'un tour de spire. — C, *P. calliphyllum* Neum. Infra-lias. Le deuxième lobe latéral est uni au lobe auxiliaire pour former un lobe suspensif *su*.

La forme radicale de la famille est un genre bien connu du Rhétien, *Psiloceras* Hyatt. La coquille est pourvue de très fines stries et parfois de larges plis. Tours arrondis, presque contigus. Suture très simple à faible indentation. Dernière chambre occupant un tour ou plus. Une espèce du Trias (*P. caliphyllum* Neum., fig. 366, C) qui a une suture plus fortement dentée rappelle à l'état jeune les *Gymnites* qui, pour Hyatt, seraient la forme ancestrale des *Psiloceras*. Cette même espèce devient simple et lisse à un âge avancé, de sorte que *Psiloceras planorbe* Sow., l'espèce commune du Rhétien (fig. 366), serait un descendant simplifié, devenu discoïde, de formes triasiques très involutes et à suture fortement dentée. *Psiloceras*, qui apparaît dans la zone alpine, rayonne, avec ses descendants (*Caloceras*), dans les bassins de l'Allemagne du Sud, de la Côte-d'Or, de l'Angleterre, etc., où se produira l'évolution ultérieure.

De *Psiloceras* dérivent deux branches d'Ariétidés. La première

(1) Hyatt, Genesis of the Arietidæ. *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, 1889.

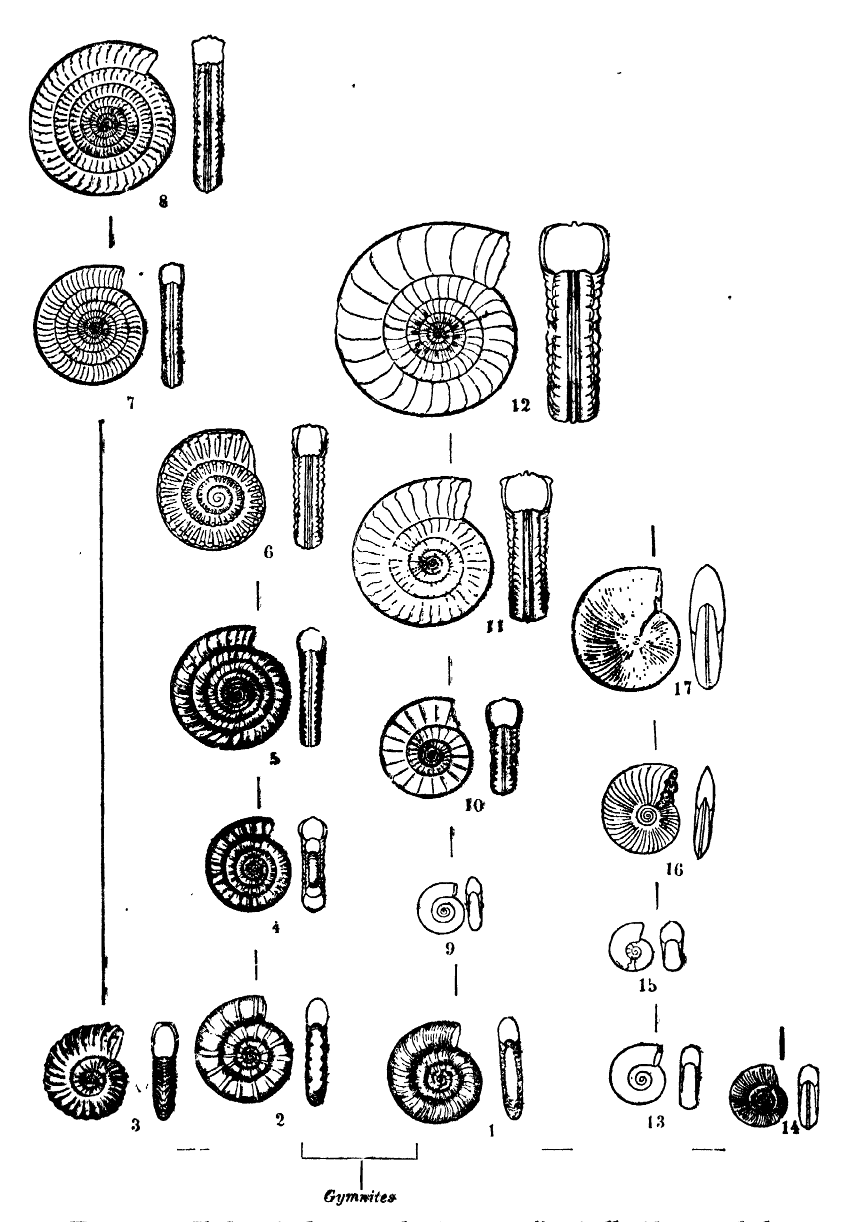


Fig. 367. — Phylogénie des Ariétidés (résumée d'après Hyatt). — 1, *Psiloceras planorbe* Sow. var. *læve*. — 2, *Psiloceras planorbe* Sow. var *plicata*. — 3, *Schlotheimia catenata* Sow. — 4, *Caloceras tortile* d'Orb. — 5, *Caloceras carusense* d'Orb. — 6, *Caloceras Deffneri* Hyatt. — 7, *Vermiceras spiratissimum* Q. — 8, *Vermiceras ophioïdes* d'Orb. — 9, *Arnioceras miserabile* Hyatt. — 10, *Arnioceras kridioides* Hehl. — 11, *Coroniceras bisulcatus* Brug. — 12, *Coroniceras Bucklandi* Sow. — 13, *Agassiceras lævigatum* Sow. — 14, *Agassiceras striaries* Hyatt. — 15, *Oxynoticeras oxynotum* Q. (jeune). — 16, *Oxynoticeras oxynotum* Q. (adulte). — 17, *Oxynoticeras Oppeli* Schlön.

(*Plicatus stock*) a pour point de départ une variété à plis de *Ps. planorbe.* Ces plis tendent à se resserrer, et se transforment en côtes interrompues sur le côté dorsal chez *Schlotheimia* Bayle de l'Hettangien et du Sinémurien (*S. angulata* Schl. Hettangien, fig. 367,3). Les espèces les plus récentes de ce genre parcourent dans leur développement tous les stades intermédiaires.

P. planorbe (var. plissée) donne aussi naissance à des formes où l'adulte est pourvu d'une forte carène comprise entre deux sillons. Les formes anciennes de ce groupe ont successivement l'abdomen légèrement saillant (*Caloceras tortile* d'Orb.), puis une carène obtuse limitée par deux dépressions (*C. raricostatum* Ziet, Sinémurien). *Vermiceras* Hyatt (1) est le type terminal, à côtes

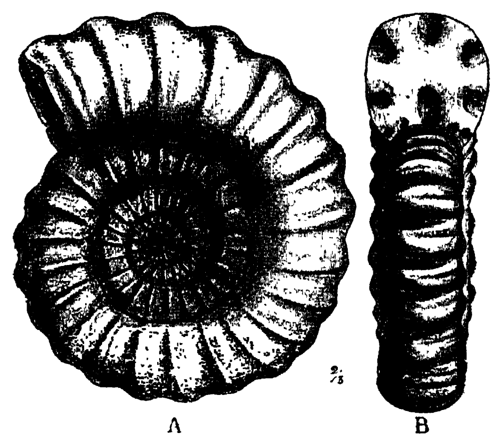


Fig. 368. — *Ægoceras planicosta* Sow. Lias moyen (d'Orbigny).

serrées et à carène persistante (*V. spiratissimum* Q., Sinémurien, fig. 367,7). Dans tous ces genres, il existe des formes séniles où les ornements s'effacent et où les tours redeviennent lisses et circulaires : les formes très âgées ressemblent alors à *Psiloceras*.

La seconde branche des Ariétidés (*Lævis Stock*) dérive d'une variété lisse de *P. planorbe*, où les digitations de la suture sont plus marquées. Le jeune de toutes ces formes sera donc lisse. Des côtes apparaissent ainsi qu'une forte carène chez *Arnioceras* Hyatt et plus tôt encore chez *Coroniceras* Hyatt (*C. Bucklandi* Brug., Sinémurien). Enfin les tours deviennent graduellement très embrassants, à section de plus en plus aiguë, et le dernier terme, *Oxynoticeras* Hyatt, qui est tranchant, ne ressemble plus aux

(1) Tous les genres qui suivent formaient précédemment le grand genre *Arietites* Waagen.

autres Ariétidés; l'adulte est identique aux formes séniles des genres intermédiaires, mais les stades plus jeunes reproduisent toute la série signalée. Ce genre est le seul qui persiste dans le Liasien (*O. oxynotum* Q., fig. 367,14-17).

9e FAMILLE. — ÆGOCÉRATIDÉS (1).

Dépouillée des genres dont Hyatt a fait la famille des Ariétidés, la famille des *Ægocératidés* se réduit au grand genre *Ægoceras* Waag., du Lias (fig. 368), à côtes fortes et écartées qui en passant sur l'abdomen s'aplatissent ou se divisent. La suture montre une parenté avec les Ariétidés primitifs (*Psiloceras*). Les formes les plus inférieures viennent se greffer sur la souche des Ariétidés un peu avant le stade *Schlotheimia*. Elles sont discoïdes, à larges plis s'évasant sur l'abdomen (*Æ. planicosta* Sow., Sinémurien). Puis apparaissent les côtes simples à deux séries de tubercules (*Æ. Heberti* Hyatt); quelques côtes, pourvues de tubercules, se bifurquent sur l'abdomen (*Æ. Davœi* Sow., ss. g., *Deroceras* Hyatt, fig. 369).

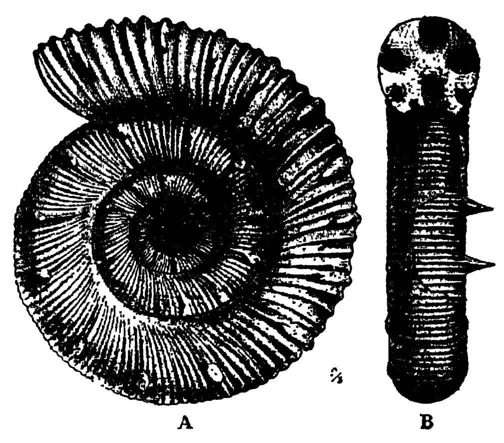


Fig. 369. — *Deroceras Davœi* Sow. Lias moyen (D'ORBIGNY).

10e FAMILLE. — POLYMORPHIDÉS.

Haug a séparé de la grande famille des Harpocératidés des formes qui lui paraissent dériver directement des Ægocératidés. Ce sont des Ammonites discoïdes, largement ombiliquées, à côtes bifurquées. La suture n'a qu'un lobe auxiliaire. Le jeune,

(1) Hyatt, *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist*, 1874.

très différent de l'adulte, a des côtes simples et représente diverses sections d'*Ægoceras* : ceci se voit en particulier chez *Liparoceras* Hyatt, du Liasien (*L. Beckei* Sow.) et *Polymorphites* Haug (*P. polymorphus* Q.). Ce dernier genre donne naissance à *Dumortieria* Haug (*D. dumortieri*) pourvu de côtes infléchies (1).

Enfin chez *Hammatoceras* Hyatt, la métamorphose va plus loin : tandis que le jeune a une carène, des côtes falciformes, un ombilic étroit, l'adulte au contraire a des côtes droites, un ombilic large et dépourvu de carène (*H. Sowerbyi* Mill., Bajocien inférieur).

11° FAMILLE. — HARPOCÉRATIDÉS (2).

Les *Harpocératidés* typiques dérivent manifestement des Ariétidés d'après la forme de leur suture où le contour extérieur des lobes et des selles est droit, et qui a plusieurs lobes auxiliaires. Les ornements sont des côtes ou des stries *falciformes*, c'est-à-dire dirigées d'abord en avant, puis décrivant une forte courbe en arrière. La coquille est discoïde, la spire assez embrassante, chaque tour recouvrant au moins la moitié du précédent. Le développement normal, parfois réalisé dans son ensemble, est des plus intéressants. Il montre successivement les stades suivants :

A. Un stade Goniatite, visible chez toutes les espèces dans les premiers tours de spire.

B. Un stade Ariétidé qui peut être plus ou moins complexe, et peut se décomposer lui-même dans les formes suivantes : 1° arrondie ; 2° tranchante ; 3° carénée ; 4° carénée et sillonnée ; 5° carénée avec sillons effacés. Les formes 3, 4, 5 peuvent parfois être sautées.

C. Le stade *Harpoceras* ou *Grammoceras*.

Harpoceras Waag. (ss. str.) et *Grammoceras* Hyatt ont, à l'état adulte, des côtes falciformes simples, une carène obtuse limitée par des sillons obtus. *Grammoceras* se distingue par une suture moins dentée avec des lobes auxiliaires rudimentaires. Ces formes sont très répandues dans le Lias supérieur (*H. falciferum* Sow., *G. radians* Schl., fig. 371, A).

Ludwigia Bayle est remarquable par la lenteur avec laquelle se fait son évolution ; pendant longtemps les caractères sont ceux d'un Ariétidé, puis ceux d'*Harpoceras* ; quand la taille est très grande, la carène se fond insensiblement avec les bords qui deviennent tranchants ; c'est le stade *Lioceras* Hyatt, définitif chez *Lioceras opalinum* Rein. (Toarcien sup., fig. 371, B). Les côtes

(1) Haug, *N. Jahrb.*, 1888.
(2) Buckmann, Inferior Oolite Ammonites, *Pal. Soc.*, 1886-92.

sont alors très fines et très serrées. *Ludwigia Murchisonæ* Sow., espèce très importante de la base du Bajocien, a de plus un stade sénile à section plus arrondie, et presque lisse.

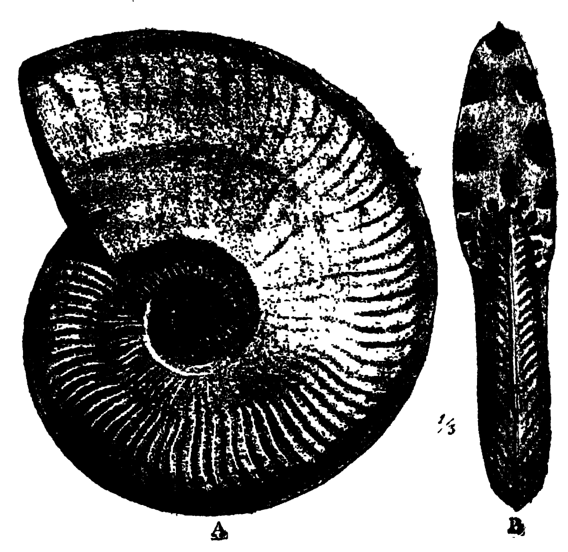


Fig. 370. — *Ludwigia Murchisonæ* Sow. Bajocien (D'ORBIGNY).

Hildoceras Hyatt se distingue d'*Harpoceras* par l'inflexion plus prononcée des côtes; elles se rejettent en avant en s'effaçant au point de s'interrompre sur un sillon au milieu de cha-

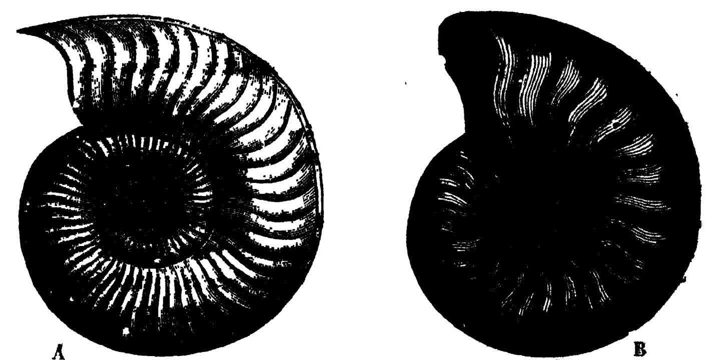


Fig. 371. — A, *Grammoceras radians* Schl. Toarcien. — B, *Lioceras opalinum* Rein. Toarcien supérieur.

que tour de spire; elles reparaissent très marquées, falciformes, sur la moitié externe de la spire (*H. bifrons* Brug., Lias supérieur).

Oppelia Waag. (1) est le premier genre d'Ammonites dont les variations individuelles aient été suivies avec soin au point de vue transformiste. Waagen assigne avec doute *Lioceras opalinum* comme forme ancestrale d'*O. subradiata* Sow., Bajocien (fig. 372), qui est la forme radicale. Le jeune de *Oppelia* a des côtes falciformes, qui s'effacent surtout du côté interne, tandis que le bord devient tranchant, sans carène, et les tours très embrassants, faisant disparaître l'ombilic. L'adulte a des apophyses jugales qui tendent plus tard à se réduire. Enfin les formes séniles prennent un abdomen arrondi. La suture est très découpée. Nous avons vu que M. Munier-Chalmas incline à considérer le genre *Œkotraustes* Waag., comme comprenant les mâles de *Oppelia*. Ce genre se continue jusqu'à la fin du Jurassique.

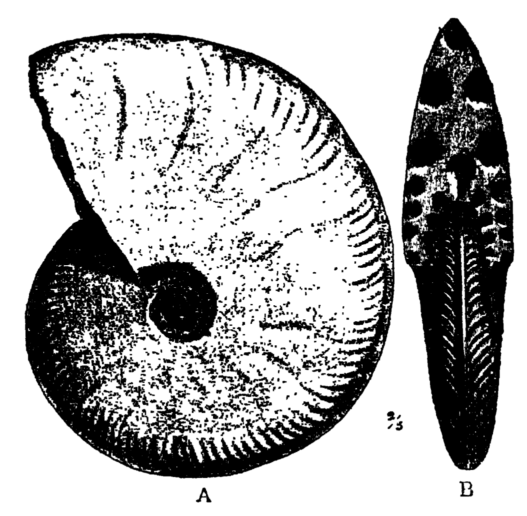


Fig. 372. *Oppelia subradiata* Sow. Bajocien (d'Orbigny).

Les Harpocératidés sont remarquables par la facilité avec laquelle les divers genres convergent les uns vers les autres; cela est net pour *Harpoceras*, *Lioceras*, *Grammoceras*, dont les formes extrêmes peuvent à peine se distinguer. Mais le phénomène s'étend même à des formes dont l'origine est moins rapprochée, ainsi les Polymorphidés de Haug convergent d'une manière frappante avec les Harpocératidés avec lesquels on les confond en général. L'examen des divers stades ontogéniques est donc in-

(1) Waagen, Formenreihe der A. subradiatus, *Benecke's Pal. Beitr.*, II, 1869.

dispensable pour fixer la position systématique d'une espèce déterminée.

12e FAMILLE. — PULCHELLIIDÉS (1).

Il existe dans les terrains crétacés un assez grand nombre de formes remarquables par la simplicité de leurs cloisons, où le stade Cératite et même le stade Goniatite persistent à l'état adulte. Il ne s'agit pas là de descendants directs des Cératites triasiques, mais de formes régressives d'Ammonites typiques ; M. Douvillé a montré que ces formes appartiennent à trois séries distinctes. L'une de ces séries constitue la petite famille des *Pulchelliidés*, caractérisée par le petit nombre des éléments de la suture. La selle externe est creusée d'un lobe adventif.

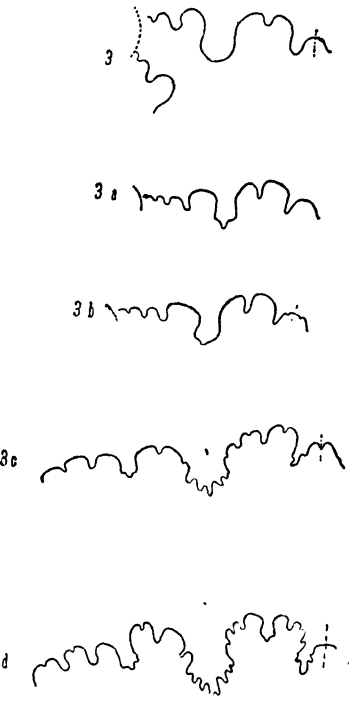


Fig. 373. — Cloisons successives de *Pulchellia Chalmasi* Nick. correspondant respectivement aux diamètres suivants de la coquille : 3, 3mm ; 3*a*, 4mm,5 ; 3*b*, 6mm ; 3*c*, 10mm ; 3*d*, 13mm (Nicklès).

Stoliczkaia Neum. a des cloisons encore nettement découpées, surtout dans le jeune âge. Les autres genres conservent exactement le même plan pour la suture, mais les indentations s'effacent graduellement sur le pourtour des selles et des lobes. Chez *Pulchellia* Schl. et *Tissotia* Douv. les lobes sont dentés, nous sommes donc en présence du stade Cératite. Enfin *Neolobites* Fisch. marque le dernier terme de cette régression : les selles et les lobes restent entiers, et l'on revient au stade Goniatite (*N. Vibrayeanus* d'Orb., Cénomanien).

Suivant toute probabilité, c'est dans *Oppelia* qu'il faut chercher la souche des Pulchelliidés. Les cloisons des Pulchelliidés du Néocomien d'Alcoy (Espagne), rappellent les jeunes des

(1) Douvillé, Classification des Cératites de la Craie, *Bull. Soc. géol. franç.*, 1890. — Nicklès, Contribution à la Paléontologie du S.-E. de l'Espagne, I, *Mém. Soc. géol.*, 1890.

diverses *Oppelia* : l'adulte de *Pulchellia compressissima* est presque identique au jeune de *O. Baugieri* de Dives., etc. (Nicklès). Le développement se fait d'ailleurs de la même façon dans les deux groupes : le jeune est lisse et arrondi presque à la grandeur de 7-8 millimètres; puis apparaissent une carène et des côtes flexueuses terminées par des tubercules; la carène peut ou bien persister ou bien disparaître dans chacune des deux familles dont les genres se ressemblent beaucoup par leur aspect extérieur. On doit donc considérer les Pulchelliidés comme les descendants dégénérés des Harpocératidés jurassiques.

13e FAMILLE. — HAPLOCÉRATIDÉS (1).

Dans le Bajocien se détache des Harpocératidés une seconde branche importante, dont les premiers représentants sont voisins des Falcifères typiques, mais dont les types du Jurassique supérieur et du Crétacé s'en éloignent tellement, que Zittel a dû faire, pour cette série, une famille distincte. Les caractères sont par suite très variables, et la diagnose difficile. La forme générale est épaisse, l'abdomen arrondi. Le test est lisse ou orné de côtes falciformes, ou même de tubercules. Les formes jeunes ont souvent des bourrelets périodiques qui rappellent ceux des *Rhacophyllites*. La suture est très découpée. Aptychus plissé.

Haploceras Zitt., Bajocien-Néocomien (*H. Cadomense* d'Orb., Bathonien). *Desmoceras* Zitt. (*D. difficile* d'Orb., Néocomien). *Pachydiscus* Zitt., Néocomien-Sénonien (*P. peramplus* Mant., Turonien supérieur).

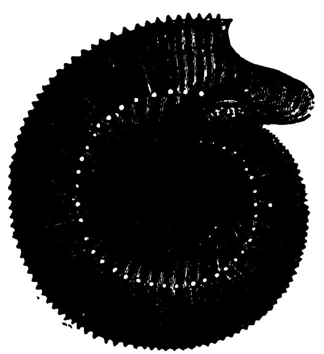


Fig. 374. — *Stephanoceras Humphriesianum* Sow. Bajocien.

14e FAMILLE. — STÉPHANOCÉRATIDÉS.

Famille étendue et polymorphe. Côtes en général bifurquées et souvent pourvues de tubercules. Abdomen arrondi, non caréné. Suture à éléments peu nombreux (6 lobes).

Nous avons vu que certains Ægocératidés montraient une tendance à la bifurcation des côtes. C'est le cas de *Deroceras* d'où paraissent dériver les *Stéphanocératidés* dès le Lias moyen. La forme souche de cette famille est *Cœloceras Pettos* Q. du Lias moyen,

(1) Zittel, *Traité de Paléontologie*.

forme discoïde, largement ombiliquée, où la section des tours est aussi haute que large. Les côtes rayonnantes aboutissent à des tubercules situés sur la selle latérale, et d'où partent des faisceaux des côtes passant sur l'abdomen sans s'interrompre. La suture est médiocrement découpée, la selle externe saillante, le lobe interne a deux pointes. On peut distinguer, dans l'état actuel des données phylogénétiques, trois séries indépendantes, d'ailleurs fort voisines, dont nous ferons autant de sous-familles. La première sera celle des STÉPHANOCÉRATINÉS.

Stephanoceras Waag. (ss. str.) dérive directement de *Cœloceras*, dont il se distingue par l'ouverture pourvue d'apophyses jugales qui s'atténuent d'ailleurs dans un âge avancé. La section des tours s'élargit un peu, et la suture est plus divisée; le lobe interne n'a qu'une pointe. Ce genre est très répandu dans le Jurassique moyen (*S. Humphriesianum* Sow., *S. Blagdeni* Sow., Bajocien).

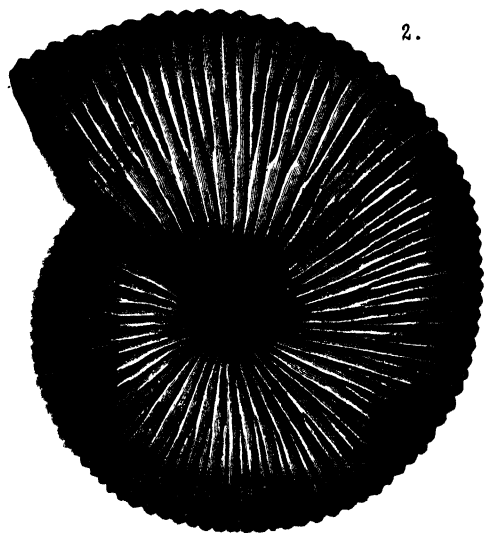


Fig. 375. — *Macrocephalites macrocephalum* Schl. Callovien.

Cadoceras Fisch. est semblable à *Stephanoceras* à l'état jeune ; plus tard la section s'élargit et devient trapézoïdale (*C. coronatum* Brug., Callovien). Le processus se continue et s'exagère chez *Sphæroceras* Bayle (Bathonien, Callovien), où les tours sont beaucoup plus larges que hauts, et où l'ombilic se rétrécit beaucoup; les tubercules s'effacent et les côtes sont plus fines.

Macrocephalites Sut. a l'ombilic encore plus réduit ; les côtes nombreuses, plusieurs fois bifurquées, sans tubercules, passent toujours sur l'abdomen sans s'interrompre. Mais la forme est beaucoup plus discoïde que dans *Sphæroceras*. Très répandu dans le Callovien (*M. Macrocephalus* Schl., fig. 375).

Morphoceras Douv. est remarquable par la forme de son ouverture décrite plus haut (page 630).

Reineckia Bayle (Callovien-Néocomien) est discoïde, à large ombilic, à section ovale, et diffère de *Stephanoceras* par l'existence d'un sillon abdominal interrompant les côtes. Celles-ci ne sont pas toutes tuberculées. Le test a des constrictions périodiques. *R. anceps* Rein. et *R. pseudomutabilis* Lor. sont des fossiles

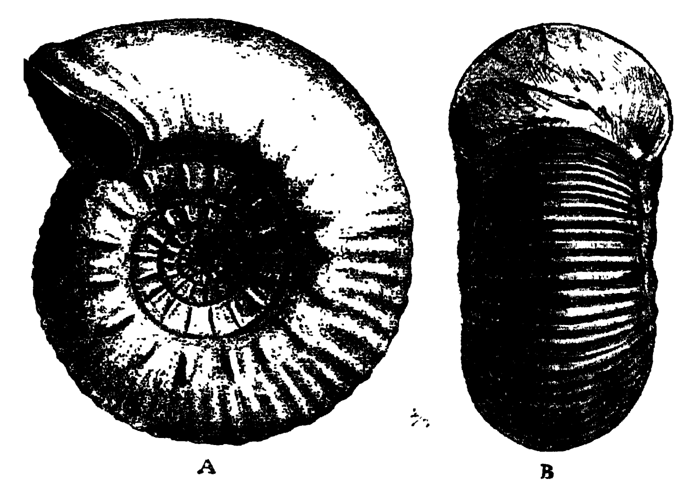


Fig. 376. — *Holcostephanus gigas* Ziet. Portlandien (d'Orbigny).

caractéristiques respectivement du Callovien et du Kimmeridgien inférieur.

Holcostephanus Neum. (1) est très involute, à large abdomen arrondi ; les faisceaux de côtes partent de tubercules très voisins de l'ombilic, trois lobes auxiliaires. Le test a des constrictions latérales. Ce genre important va de l'Oxfordien au Crétacé supérieur en Amérique (*H. Portlandicus* Lor., Portlandien) ; son origine est encore douteuse (*Reineckia* ou *St. coronatum* ?). Il paraît avoir donné naissance dans le Néocomien à *Holcosdiscus* Uhl. (2) qui n'a plus qu'un lobe auxiliaire à l'état adulte. Ce

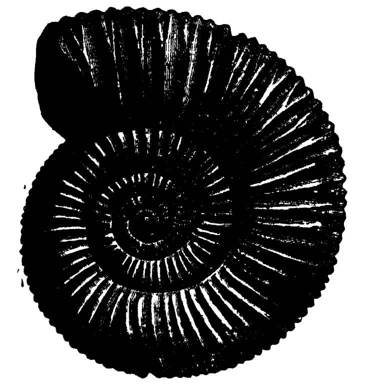
(1) Siemiradzki, Zur Stammesgeschichte d. Oberj. Amm. *N. Jahrb.*, 1890.

(2) Sayn, Sur la faune d'Ammonites du Barrêmien, etc., *C.R. A. Sc.*, t. CX, 1890.

genre, très répandu dans le Barrémien, converge vers *Hoplites* qui a une tout autre origine.

2° Les PÉRISPHINCTINÉS forment une série parallèle à celle des Stéphanocératinés et issue de même de *Cœloceras*. Mais à l'état adulte les côtes qui sont droites perdent leurs tubercules et se ramifient très près de l'abdomen, où elles passent sans s'interrompre. Les tours sont très embrassants, a section arrondies. La bouche est pourvue d'apophyses jugales suivies d'une constriction.

La famille est très polymorphe, et les caractères qui précèdent sont ceux des formes anciennes, comme *Dactylioceras* Waag. et surtout du grand genre *Perisphinctes* (Toarcien-Bajocien)



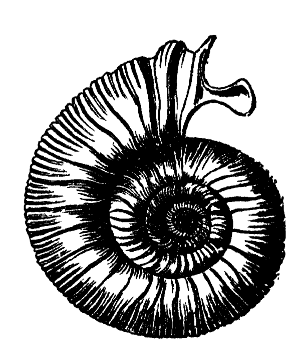


Fig. 377. — A. *Perisphinctes Tiziani* Opp. Rauracien. — B, *P. polyplocus* Rein. Rauracien.

Waag., qui en dérive; *P. Defrancei*, à l'état jeune, a des tubercules et ressemble aussi, par sa suture, à *Cœloceras*. *Perisphinctes* est très répandu (250 espèces) du Bathonien au Néocomien (*P. arbustigerus* d'Orb.). Le 2e lobe latéral forme avec les lobes auxiliaires un grand lobe suspensif.

Perisphinctes donne naissance dans le Jurassique supérieur à deux rameaux distincts (Steinmann).

Le premier comprend des formes à l'abdomen dépourvu de carène, à côtes simples ou bifurquées près de l'ombilic. Il débute par le genre important *Peltoceras* Waag. remarquable par la lenteur de son évolution. Pendant plusieurs tours on trouve des côtes serrées, bifurquées, passant sans interruption sur l'abdomen; puis apparaissent des tubercules voisins de l'abdomen, puis une seconde rangée près de l'ombilic : c'est le stade *Stephanoceras* ou *Dactylioceras*. Puis les côtes sont espacées,

mais les tubercules externes, volumineux, donnent encore chacun trois côtes qui passent sans interruption : la bouche présente

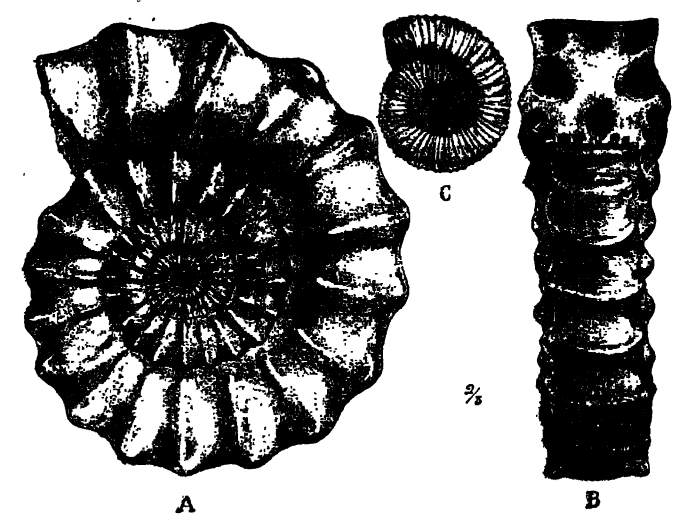


Fig. 378. — *Peltoceras athleta* Phill. Callovien (D'ORBIGNY).

alors des oreilles latérales : c'est le stade adulte. Plus tard les côtes disparaissant sur l'abdomen ; et, s'écartant de plus en plus, rappellent ces plis saillants que nous n'avions pas rencontrés depuis les Cératites du Trias. — Callovien-Oxfordien (*P. Athleta* Phill., Callovien, fig. 378 ; *P. transversarium* Quenst., Oxfordien).

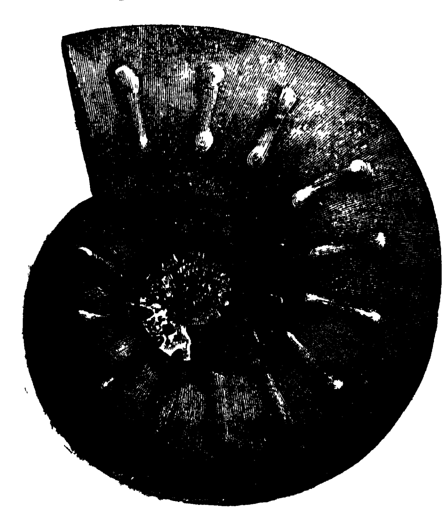


Fig. 379. — *Aspidoceras iphicerum* Opp. Kimmeridgien.

Aspidoceras Zitt. est une forme sénile du groupe : l'abdomen devient de bonne heure arrondi et lisse ; les côtes s'effacent ensuite sur les côtés, et l'on ne voit plus que les tubercules sur un test complètement lisse, à tours embrassants, à bouche simple (Callovien-Néocomien) (*A. peramartum* Sow., Callovien ; *A. acanthicum* Opp., Kimmeridgien).

La seconde série issue de *Perisphinctes* est caractérisée par des côtes bifurquées et une carène.

Hoplites Neum. est discoïde, à large ombilic, ou bien invo-

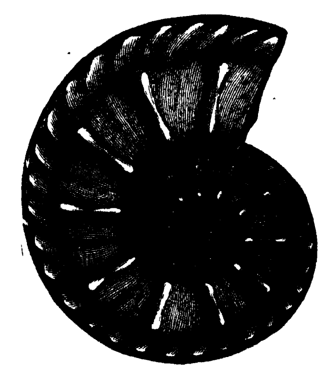




Fig. 380. — 1, *Hoplites radiatus* Brug. Néocomien. — 2, *H. splendens* Sow. Gault.

lute et épais; les côtes fines, fortes, bifurquées, ont deux rangs de tubercules, l'un près de l'ombilic, l'autre près de l'abdomen où les côtes s'interrompent généralement. Plusieurs lobes auxiliaires. Type très polymorphe. Tithonique — Danien, en Tunisie (Peron). (*H. fissicostatus* Phill., Aptien. *H. splendens* Sow., Albien.)

Acanthoceras Neum. paraît dériver d'*Hoplites*. Il présente, à l'état adulte, des côtes très fortes, droites, pourvues de nombreux tubercules qui leur donnent parfois une apparence crénelée. C'est un des genres les plus abondants dans le Crétacé (*A. mamillare* Schl., Albien.; *A. Rhothomagense* Def.; *A. Mantelli* Sow., Cénomanien).



Fig. 381. — *Parkinsonia Parkinsoni* Sow. Bajocien.

3° Les Cosmocératinés ont la coquille discoïde largement ombiliquée, à tours ovales, le côté externe étant presque toujours aplati ou creusé en sillon; aptychus non plissé.

Les Cosmocératinés proviennent, soit directement des Ægocé-

ratidés (*Deroceras*), soit des Périsphinctinés. La forme souche, *Cosmoceras Taylori* Sow., du Lias supérieur, présente des côtes qui aux points de bifurcation sont pourvues d'une rangée de tubercules, ou même d'épines. Les autres *Cosmoceras* Waag. ont 2 à 3 rangées de tubercules de chaque côté. Ils sont remarquables par le développement extrême des apophyses jugales qui prennent la forme d'épée (*C. Jason* Rein. Callovien, fig. 339, C).

Parkinsonia Bayle a des tubercules à l'état jeune et les perd à l'état adulte; les côtes s'interrompent par un sillon à la face

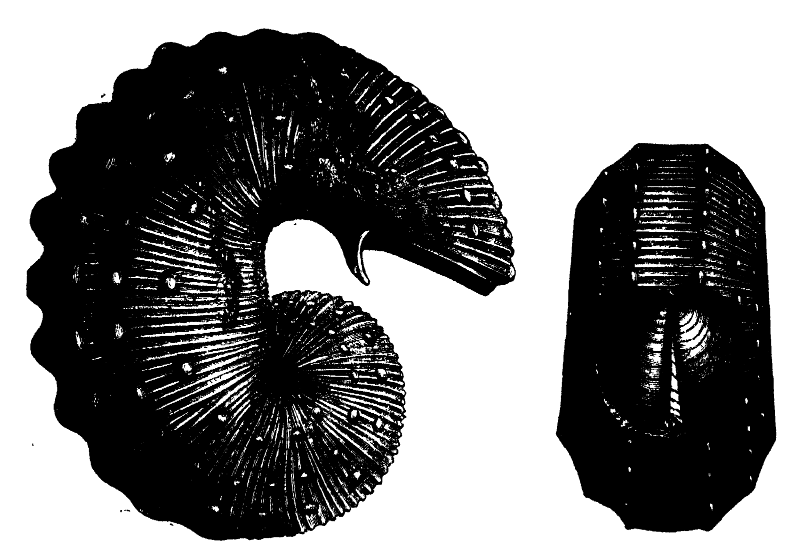


Fig. 382. — *Scaphites spiniger* Schl. Sénonien, avec l'aptychus en place (SCHLUTER).

externe; la forme des tours est quadrangulaire. *P. Parkinsoni* Sow. est un fossile important du Bajocien.

Formes déroulées issues des Stéphanocératidés. — Les Stéphanocératidés étant un groupe terminal, ayant subi une évolution compliquée et nous ayant présenté déjà de nombreuses formes séniles, il est naturel d'y rencontrer de ces types déroulés qu'on peut considérer avec Hyatt comme d'origine pathologique.

Scaphites Park. (sens. str.) a les premiers tours semblables à *Stephanoceras*, puis la coquille s'allonge en droite ligne et se renfle, elle revient ensuite en arrière sans modifier sa suture ni ses ornements, qui sont des côtes simples ou bifurquées. Très répandu dans le Crétacé moyen et supérieur (*S. æqualis* Sow. Cénomanien).

Crioceras Lév. (s. str.) (1). Spire plane, à tours non contigus. Côtes simples ou bifurquées. Ce type peut-être polyphylétique dérive principalement de *Hoplites* ou *Acanthoceras* (Neumayr). Très répandu dans le Crétacé inférieur (*C. Duvalii* Lév. Néocomien).

Formes à suture de Cératites dérivées des Stéphanocératidés. — Aux Périsphinctinés se rattache la seconde série des Cératites

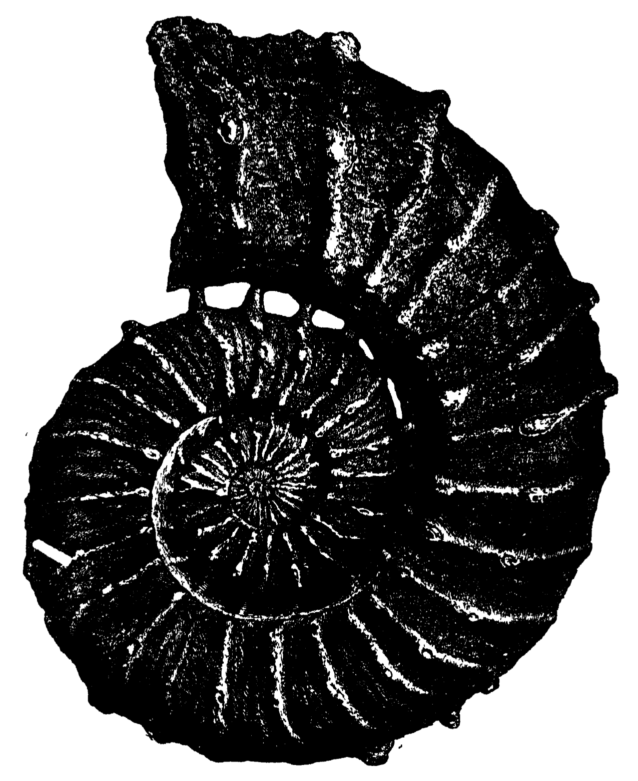


Fig. 383. — *Crioceras Rœmeri* Neum. Wealdien. Allemagne du Nord (Neumayr).

de la craie. Elle se distingue de la série des Pulchelliidés en ce que les éléments de la suture sont nombreux : à la selle externe sont deux lobes adventifs qui atteignent la profondeur des lobes latéraux ; il existe de plus plusieurs lobes auxiliaires.

Sonneratia Bayle est encore voisin d'*Hoplites*, mais la suture est moins finement dentée et les deux lobes de la selle externe

(1) Neumayr et Uhlig, Die Amm. aus den Hilsbildungen Norddeutschlands, *Palæontographica*, 1880.

apparaissent progressivement. Le processus continue chez *Placenticeras* Meek (Néocomien-Danien), où les selles latérales arrivent à n'avoir qu'une seule indentation. Celle-ci disparaît dans *Sphenodiscus* Meek (Crétacé supérieur) où est réalisé le stade Cératite, à nombreux éléments subégaux. Ces dernières formes, à l'état adulte, sont discoïdes, très involutes, à abdomen caréné : c'est pourquoi on les a prises pour des Amalthéidés.

Le genre *Buchiceras* Hyatt a compris longtemps la plupart des Cératites crétacés. Il est réduit aujourd'hui, d'après les travaux de M. Douvillé, à 4 espèces de l'Amérique du Sud, et ses affinités sont douteuses.

15e FAMILLE. — AMALTHÉIDÉS.

Même réduite aux limites très restreintes que nous admettons ici, cette famille est peut-être encore hétérogène. Le principal

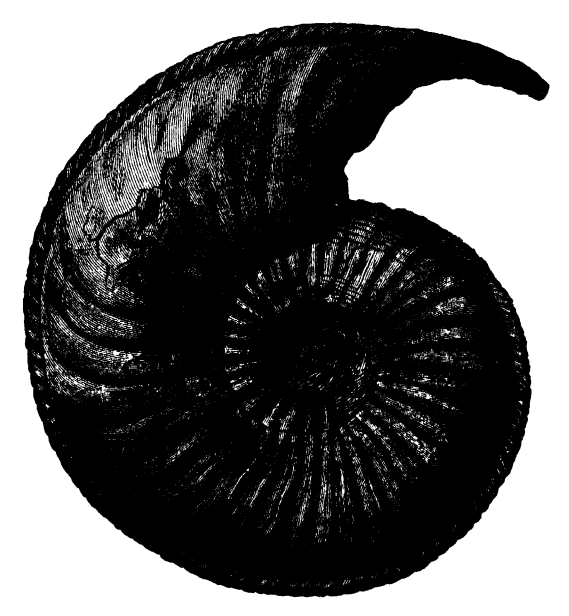


Fig. 384. — *Amaltheus margaritatus* Brong. Lias moyen.

caractère commun est la présence d'une carène qui se continue en avant sous forme d'un processus long et étroit. Les Amalthéidés dérivent probablement des Ptychitidés triasiques.

Amaltheus Montf. est discoïde, à ombilic étroit. La carène est tantôt tranchante, tantôt cordée. Suture à 2 lobes latéraux et

plusieurs lobes auxiliaires. Côtes variables, même dans la même espèce avec l'âge. Lias-Néocomien. *A. margaritatus* Brong. Lias inférieur, côtes simples (fig. 384).

Cardioceras Neum. Section moins élevée, carène cordée, côtes bifurquées, parfois tuberculeuses. Lobes auxiliaires peu développés. Callovien Tithonique (*C. cordatum* Sow., Oxfordien, fig. 385).

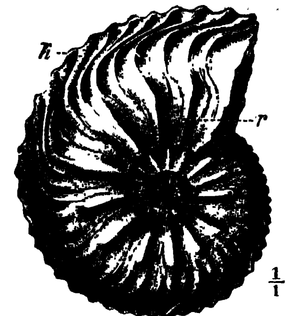


Fig. 385. — *Cardioceras cordatum* Sow. Oxfordien inférieur, Ardennes. — *r*, côtes; *h*, carène cordée.

Schlœnbachia Neum. (Crétacé) n'est peut-être pas le descendant des Amalthéidés jurassiques. La carène est généralement lisse, mais peut avec l'âge devenir cordée ou disparaître. Fortes côtes tuberculeuses. Suture peu ramifiée ; un seul lobe auxiliaire (*S. varians* Sow. Cénomanien).

2e Ordre. — BÉLEMNOÏDES

Céphalopodes dibranchiaux à coquille interne ou nulle à l'état adulte, pourvus d'une poche à encre, de 8 ou 10 bras armés de ventouses ou de crochets.

Tous les Céphalopodes vivants, sauf le genre *Nautilus*, appartiennent à cet ordre, qui est aussi bien représenté à l'état fossile.

1er SOUS-ORDRE. — DÉCAPODES.

Céphalopodes pourvus de 10 bras. Coquille interne toujours présente.

La coquille des Décapodes présente de très grandes variations, tenant d'une part à la réduction des parties primitives, homologues de la coquille des Tétrabranchiaux, et renfermant l'animal à l'état embryonnaire, et d'autre part au développement progressif de parties surajoutées, toujours comprises à l'intérieur de l'animal.

Le type le plus voisin de celui des Tétrabranchiaux et des Ammonitidés est réalisé chez *Spirula*, que nous avons étudié plus haut (page 623). Quoique le développement ontogénique de cet animal n'ait pas été découvert, il n'est pas douteux qu'il n'ait dû, pendant un stade assez long, occuper la dernière loge de la coquille et se déplacer peu à peu en avant. Mais chez l'adulte, la coquille est tout entière comprise à l'intérieur du manteau. La Spirule n'est pas connue à l'état fossile.

La série continue par le type des *Bélemnitidés*. Entre les deux

est une lacune morphologique assez grande, mais néanmoins les parties essentielles des coquilles externes des autres groupes se retrouvent dans les Bélemnites bien conservées, et l'homologation morphologique se fait sans difficulté.

Coquille de Bélemnite. — La coquille complète de Bélemnite se compose de trois parties (fig. 386) :

Fig. 386. — A, coquille complète de Bélemnite. *r*, rostre; *ap*, ligne apicale; *p*, phragmocone; *h*, chambres; *s*, cloisons; *e*, loge initiale; *w*, chambre d'habitation; *po*, proostracum. — B, *Belemnites Bessinus*, coupe longitudinale. *r*, rostre; *l*, lame longitudinale interne cloisonnant le rostre; *o*, loge initiale; *s*, siphon; *n*, couche nacrée du phragmocone; *p*, loges aériennes; *a*, cavité du phragmocone (B, d'après MUNIER-CHALMAS).

1° Le *rostre* (*r*), qui est le plus fréquemment conservé. C'est une production calcaire, de forme généralement cylindrique, terminée en cône à son extrémité. Le calcaire s'y est déposé sous forme de prismes de calcite très fins, disposés en rayons, dans des plans successifs, autour d'un axe longitudinal; la

cassure se fait donc perpendiculairement à cet axe et montre bien la structure radiée. L'axe en question ou ligne apicale ne correspond pas à l'axe géométrique du cylindre : il est plus rapproché du côté ventral. Le rostre s'accroît d'ailleurs par couches concentriques.

Le rostre peut être tout à fait lisse, mais généralement il possède des sillons, soit près de l'extrémité aiguë, soit à l'autre extrémité; parfois ces sillons s'étendent sur toute la longueur. Dans certains cas (*Belemnitella*) on voit sur le rostre des impressions vasculaires arborescentes, très marquées. L'extrémité aiguë du rostre est libre; l'autre se soude aux deux autres parties de la coquille.

2° A son extrémité antérieure, le rostre est creusé d'une cavité conique (*alvéole, a*) aiguë en arrière. Le contenu de cet alvéole s'appelle le *phragmocone* (*p*). Ce dernier se compose : 1° d'une enveloppe propre (*conothèque*), qui se moule sur la cavité de l'alvéole ; 2° de cloisons transversales, en forme de verre de montre, concaves en avant. Ces cloisons limitent des chambres successives qui sont les homologues des chambres des Tétrabranchiaux et des Ammonites. La première de ces chambres, qui occupe l'extrémité aiguë de l'alvéole, est une petite vésicule sphérique (*o*); c'est manifestement la *loge initiale* de la Bélemnite. Elle est très analogue à celle des Goniatites et des Ammonites, et identique à celle de la Spirule (Branco).

Les loges successives sont traversées par un *siphon* marginal, ventral, étranglé au niveau des cloisons (*s*).

La surface de la conothèque présente des stries d'accroissement courbes. Du côté ventral ces stries sont horizontales, puis elles se relèvent en avant jusqu'à ce qu'elles rencontrent des lignes longitudinales, en nombre variable, divergeant à partir de la pointe (*lignes asymptotiques*). Cette région latérale, pourvue de fines lignes divergentes et de stries ondulées, s'appelle *champ hyperbolique*. Du côté dorsal, les lignes asymptotiques cessent et les stries d'accroissement se recourbent fortement en avant sur la ligne médiane. Ces faits prouvent que la coquille à ces stades s'accroît plus vite du côté dorsal que du côté ventral.

3° La conothèque se prolonge en dehors de l'alvéole, sous forme d'un entonnoir qui est bien plus large à son ouverture que le diamètre du rostre. Le côté dorsal de cette paroi se développe beaucoup et s'étend en avant sous forme d'une lame mince, foliacée, incurvée, le *proostracum* (*po*). Les stries d'accroissement courbes de la conothèque se continuent sur le proostracum ainsi que les lignes asymptotiques. Il y a deux ailes latérales

étroites et très allongées. Cette production est très délicate et rarement conservée. C'est surtout dans les argiles de l'Oxfordien d'Angleterre que l'on a pu observer les contours du phragmocone.

Ces trois parties sont très inégalement développées suivant les cas. Dans les Bélemnites typiques, qui sont de beaucoup les plus nombreuses, le phragmocone est la partie la plus réduite : le rostre s'allonge considérablement. Le proostracum, rarement conservé, semble être aussi généralement très développé. Au contraire dans la sous-famille des Bélemnoteuthidés, le rostre est considérablement réduit : il n'apparaît que comme une faible couche calcaire enveloppant la conothèque; cependant dans le genre *Belemnoteuthis*, cette couche s'épaissit à son sommet. Le proostracum est aussi très développé Il est à remarquer que ce groupe apparaît avant les Bélemnites, dans le Trias supérieur. Dans le même terrain se trouve un autre type, *Aulacoceras*, où le phragmocone est encore bien plus étendu que chez les Bélemnites, mais le rostre a déjà la forme cylindrique. renflée en bas, des Bélemnites typiques; il est seulement relativement réduit.

L'observation des stries d'accroissement du rostre et du proostracum montre des faits tout à fait concordants avec les précédents : le proostracum et le rostre sont des productions surajoutées au phragmocone, qui se développent quand ce dernier a fini de s'accroître.

Il est facile, de ce qui précède, de déduire la comparaison morphologique de la coquille des Bélemnitidés avec celle des Tétrabranchiaux et des Ammonites; il est bien évident que le phragmocone, avec ses cloisons et son siphon, correspond à la coquille externe des formes antérieures; cette coquille était, elle aussi, externe jusqu'à un stade avancé du développement de l'animal; mais celui-ci s'accroît à la fin bien plus vite que sa coquille et la déborde de telle sorte qu'elle devient comprise dans la lame dorsale du manteau. Elle se transforme alors en un simple appareil de soutien, et acquiert en avant et en arrière des appendices qui sont le proostracum et le rostre. Les formes les plus anciennes, datant du Trias, sont les plus voisines du type primitif, et celles où la coquille primordiale, ou phragmocone, est le plus développée.

Réduction de la coquille chez les autres Bélemnoïdes. — Le processus que nous venons de signaler ne s'arrête pas au stade que montrent les Bélemnites. La régression du phragmocone se poursuit dans la plupart des formes qui font suite aux

Bélemnites dans les temps tertiaires. Il n'est pas téméraire de considérer ce fait comme un cas d'accélération embryogénique : la durée du stade où la coquille est externe diminue progressivement; le nombre des chambres, et par suite la taille du phragmocone, décroît en conséquence. Mais en même temps le rostre est frappé aussi d'un arrêt qu'il est plus difficile d'expliquer : c'est le proostracum qui devient la partie prépondérante dans les types les plus récents. Cette transformation s'est opérée de bonne heure, car, dès le Lias on trouve de nombreuses formes où la coquille est réduite à son proostracum. L'homologie de ces productions avec le proostracum des Bélemnites n'est pas douteuse : on y retrouve en effet les lignes asymptotiques qui séparent le champ médian des champs latéraux, et les stries d'accroissement s'infléchissent à leur rencontre avec les lignes de manière à former des figures hyperboliques ou paraboliques comme chez les Bélemnites. Ces types à proostracum mince et lamellaire sont probablement les ancêtres directs de ceux de nos Décapodes actuels (*Loliginés*, *Veranyidés*, etc.) où la coquille est réduite à une plume allongée, non incrustée de calcaire. Cette plume présente fréquemment une carène longitudinale médiane qui se retrouve aussi dans la plupart des proostracums fossiles.

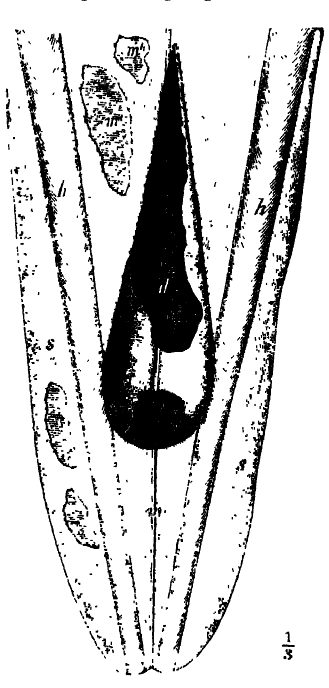


Fig. 387. — *Geoteuthis Bollensis* Schübl. Toarcien, portion postérieure de la coquille. — *d*, poche à encre ; *m*, ligne médiane ; *m'*, empreinte du manteau ; *h*, stries d'accroissement avec lignes paraboliques ; *s*, aires latérales.

On peut suivre plus facilement le processus de la régression du rostre et du phragmocone dans les types tertiaires qui font la transition entre les Bélemnites et les Sépiadés actuels (*Béloptéridés*, (fig. 390). Le rostre est encore visible sous la forme d'une pointe aiguë. Le phragmocone se restreint et se recourbe; le proostracum reste la partie prépondérante, et, dans le genre *Sepia*, se double d'une couche épaisse.

Enfin, les Octopodes sont tous dépourvus de coquille soit

interne, soit externe, sauf un seul, *Argonauta*, où la femelle a une coquille externe toute spéciale que nous décrirons plus loin.

Restauration de l'animal des Bélemnoïdes. — Tandis que l'on ne connaît jusqu'ici aucune empreinte pouvant être rapportée à l'animal de l'Ammonite, les parties molles des Bélemnoïdes sont au contraire assez fréquemment conservées, et la restauration de l'animal a pu être réalisée avec succès pour plusieurs genres.

La première description de l'animal de la Bélemnite a été faite en 1864 par Huxley, d'après des échantillons du Lias de Charmouth. L'animal est très allongé et se termine postérieurement par une région aiguë où est logée le rostre. Toute la coquille, y compris le proostracum, est interne ; la tête porte des bras qui, dans plusieurs espèces de *Belemnites* et chez *Acanthoteuthis*, sont pourvus de crochets.

Le nombre des bras est ordinairement difficile à déterminer sur les empreintes : il paraît être de 8 ou 10 ; chez les *Trachyteuthis* on a trouvé 8 bras égaux, assez longs. Néanmoins, la présence de la coquille interne et des nageoires latérales, ainsi que l'allongement du corps, fait rapprocher les Bélemnidés des Décapodes actuels bien plus que des Octopodes.

La poche à encre est très fréquemment conservée (*Belemnites*, *Belemnoteuthis*, *Trachyteuthis*, *Geoteuthis*, *Leptoteuthis*, *Plesioteuthis*, etc.), et parfois on a même vu le canal excréteur.

Les formes les mieux connues actuellement sont *Belemnoteuthis*, où l'on a décrit en particulier la tête avec les yeux bien distincts et les crochets rangés sur 2 lignes le long des bras, et surtout *Geoteuthis*, admirablement conservé dans le Lias de Schönberg (Wurtemberg) (1). Dans l'exemplaire décrit par Eb. Fraas, la musculature est tellement bien conservée que l'auteur a pu y reconnaître l'existence de fibres striées. L'entonnoir, le cartilage céphalique et les yeux ont pu être décrits avec détail. L'animal est voisin des Calmars, comme on le savait déjà par les caractères de la coquille interne.

1re Section. — Phragmophores.

Coquille calcaire, dont une partie présente toujours une loge initiale, des cloisons et un siphon.

Les familles les plus anciennes des Phragmophores (Trias),

(1) Fraas, *Loliginites* (*Geoteuthis*) *Zitteli*. Jahr. f. Vaterl. Natur. Wurttemberg, 1889.

par le grand développement du phragmocone et les dimensions plus faibles de leur rostre, rattachent les Bélemnites aux formes anciennes.

1re FAMILLE. — BÉLEMNOTEUTHIDÉS.

Rostre peu développé, réduit à une enveloppe calcaire entourant le phragmocone, parfois épaissie vers la pointe. Phragmocone bien développé, à angle ouvert : cloison et siphon bien visibles, siphon vertical à goulots siphonaux dirigés en arrière. Proostracum étendu, formé d'une mince feuille calcaire.

Les empreintes de l'animal ont été conservées pour les trois genres dont se compose ce groupe important répandu dans le Trias et le Jurassique.

Chez *Phragmotheuthis* Mojs. du Trias supérieur alpin, le proostracum est deux fois plus étendu que le phragmocone et se divise en trois larges lobes. Il devient plus allongé chez *Ostracoteuthis* Zitt., où les lobes latéraux se rétrécissent. Il est enfin inconnu chez *Belemnoteuthis* Pearce, l'une des formes de Bélemnoïdes où l'animal, dans son ensemble, est le plus remarquablement conservé.

2e FAMILLE. — AULACOCÉRATIDÉS.

Rostre bien développé, renflé, claviforme, cloisons très espacées ; goulots siphonaux très faibles, dirigés en avant.

Aulacoceras v. Hauer est remarquable par son phragmocone deux fois plus grand que le rostre. Proostracum inconnu. Trias alpin. *Xiphoteuthis* Huxley se distingue par l'allongement extraordinaire de son proostracum. Lias d'Angleterre.

3e FAMILLE. — BÉLEMNITIDÉS.

Rostre cylindrique ou claviforme, lisse ou pourvu de 1 à 3 sillons longitudinaux. Phragmocone court, à cloisons rarement conservées ; siphon marginal. Proostracum très étendu, mais très fragile, rarement retrouvé. Goulots siphonaux dirigés en arrière.

Malgré le nombre immense des espèces, on ne peut considérer dans cette famille que deux grands genres : *Belemnites* et *Belemnitella*. Les autres sections proposées n'ont que la valeur de sous-genres.

Belemnites Lister. Le rostre n'a pas de sillon à son extrémité alvéolaire. Les Bélemnites sont, avec les Ammonites, les fossiles les plus communs des terrains secondaires, mais elles ne sont représentées que par le rostre, dont la solidité permet la

conservation facile. Le petit nombre de caractères visibles sur ces rostres rend la classification des formes difficile et forcément artificielle. Nous suivrons, comme la plus simple et la plus naturelle, la classification de Woodward, modifiée par Steinmann :

Première section : Acœli. — Pas de sillon au bord alvéolaire ; parfois un court sillon ventral à la pointe. Jurassique-Crétacé supérieur.

A. *Acuti.* — Rostre court, claviforme, aigu, à alvéole profond, excentrique. *B. acutus* Mill. Sinémurien.

B. *Paxillosi.* — Rostre allongé, conique ou cylindrique ; alvéole central ; sillons apicaux. *B. paxillosus* Schl. Liasien

C. *Irregulares.* — Rostre dactyliforme, aplati ; sillon ventral indiqué à la pointe. *B. irregularis* Schl. Toarcien.

D. *Rhenani.* — Rostre allongé, étroit ; plusieurs sillons apicaux. *B. giganteus* Schl. Bajocien.

E. *Tripartiti.* — Rostre étroit, cylindrique, avec trois sillons apicaux ou davantage ; les sillons dorso-latéraux s'étendent souvent loin en avant sur le rostre. *B. tripartitus* Schl. Toarcien.

F. *Clavati.* — Rostre claviforme, avec de faibles sillons latéraux à l'extrémité alvéolaire. *B. clavatus* Schl. Liasien.

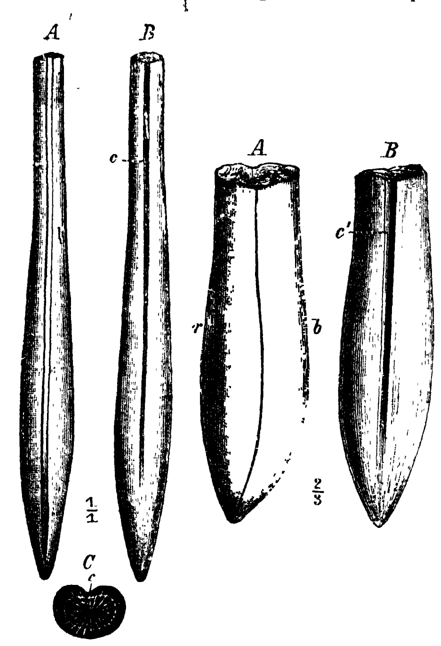


Fig. 388. — Bélemnites. — *Belemnites hastatus* Bl. Oxfordien, Calvados. — A, vu de côté, montrant le sillon dorso-latéral. — B, vu de face, montrant le sillon ventral *c*. — C, section transversale. — *B. latus* Bl. Barrêmien, Basses-Alpes. — A, vu de côté. — B, vu de face; *c'* sillon dorsal (STEINMANN).

Deuxième section : Gastrocœli. — Rostre à sillon *ventral* partant du bord alvéolaire ; ou bien, bord ventral aplati ou épaissi (Toarcien-Cénomanien).

G. *Canaliculati.* — Sillon ventral distinct ; lignes dorso-latérales non distinctes. *B. canaliculatus* Schl. Bajocien.

H. *Hastati.* — Sillon ventral et lignes dorso-latérales distinctes ; rostre conique ou claviforme. *B. hastatus*, Montf. Oxfordien. *B. pistiliformis*. Bl. Néocomien.

I. *Subquadrati.* — Sillon ventral visible seulement à la partie postérieure, ou bien nul ; face inférieure aplatie. *B. subquadratus*. Röm. Néocomien.

Troisième section : Notocœli. — Rostre à sillon *dorsal* partant du bord alvéolaire ; forme ordinairement aplatie (Tithonique, Néocomien).

J. *Cœnophori.* — Rostre à section circulaire ou faiblement aplati. Lignes dorso-latérales faibles ou nulles. *B. conicus*, Bl. Néocomien.

K. *Dilatati.* — Rostre aplati ; lignes dorso-latérales visibles. *B. dilatatus*, Bl. Néocomien.

Belemnitella d'Orb. L'extrémité alvéolaire du rostre est pour-

vue d'une courte échancrure rectiligne qui pénètre jusqu'à l'alvéole. Le rostre est pourvu d'impressions vasculaires très nettes. Il se termine par une pointe courte. Ex. *B. mucronata* Schl. Sénonien supérieur. Le sous-genre *Actinocamax* Mill. se distingue par l'absence d'impression vasculaire (*A. quadrata* Bl. Sénonien).

A B

Fig. 389. — *Belemnitella mucronata* Schl. Sénonien. — A, vue de profil montrant les lignes dorso-latérales. — B, vue de la face ventrale montrant la fissure.

4e FAMILLE. — BÉLOPTÉRIDÉS.

Nous rassemblons dans une même famille les curieuses formes de passage des Bélemnitidés aux Sépiadés. Elles sont caractérisées par la réduction progressive du rostre, le rétrécissement du phragmocone, et le développement considérable du proostracum, du moins dans les types où il est conservé. Le siphon est ventral.

Bayanoteuthis M.-Ch. est la forme la plus voisine des Bélemnites. Le rostre est allongé, subcylindrique, terminé en pointe, avec deux sillons longitudinaux. Le phragmocone est plus étroit et plus allongé que chez les Bélemnites. 2 espèces dans le Lutétien.

Vasseuria M.-Ch. est remarquable par la longueur de son alvéole et de son phragmocone, ainsi que par le nombre et la forme singulière des cloisons : celles-ci sont convexes du côté dorsal et concaves en entonnoir du côté ventral où est le siphon (fig. 390, A, B).

Beloptera Bl. a la forme d'un cône à 2 nappes, l'une correspondant au rostre, l'autre à l'alvéole. De chaque côté existe une expansion aliforme qui manque chez *Belopterina* M.-Ch.

Chez *Spirulirostra* d'Orb. le rostre est encore plus court et aigu. Le phragmocone, recourbé, contient une large loge initiale. Proostracum inconnu (fig. 390, D).

Enfin, chez *Belosepia* Voltz. (fig. 390, C), le rostre est plein, court et aigu, en forme de dent ; il s'adapte à la partie alvéolaire qui est arquée ; le phragmocone s'élargit très peu, mais les cloisons minces et étroites sont de plus en plus obliques. Un large

entonnoir, considéré comme siphon par M. Munier-Chalmas, est limité du côté interne par une large expansion en forme de collerette, qui se rabat postérieurement sur le rostre. Le proostracum, qui n'est connu que dans ce genre, est assez étendu et recourbé.

5e FAMILLE. — SÉPIADÉS.

Nous arrivons ainsi au seul genre de cette série qui soit actuellement vivant : c'est le genre *Sepia* Lk., où le rostre et le

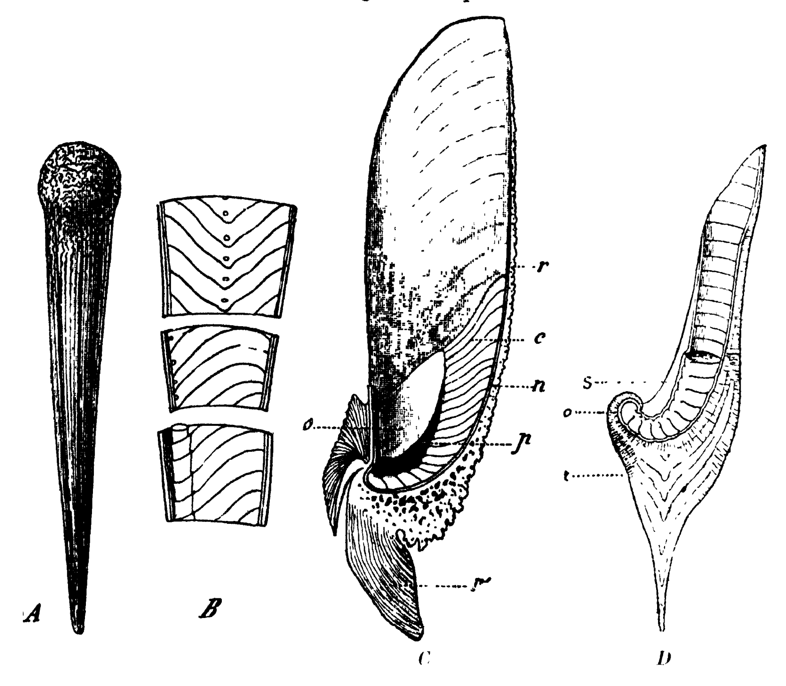


Fig. 390. — Béloptéridés. — A, B, *Vasseuria occidentalis* M.-Ch. — A, individu entier grossi (face dorsale). — B, section du phragmocone. Eocène. — C, *Belosepia Blainvillei* Desh. Parisien, coupe longitudinale. — *r*, *r'*, rostre; *s*, siphon ; *c*, cloisons de phragmocone; *p*, paroi dorsale du siphon ; *n*, couche nacrée du phragmocone. — D, *Spirulirostra Bellardii* Mich. Tortonien, Superga; *o*, loge initiale ; *r*, rostre ; *s*, siphon (Munier-Chalmas).

phragmocone sont tout à fait rudimentaires, tandis que le proostracum prend un développement qui n'avait pas encore été atteint.

La coquille interne de la Seiche ou *Sépion* se compose de deux parties : la partie antérieure, de beaucoup plus développée, est manifestement l'homologue du proostracum des Bélemnites. Elle est ovale, très grande et formée de deux couches; un bouclier convexe, dorsal, débordant sur les côtes au delà de la se-

conde couche dont il est séparé par une mince lame de conchyoline. La seconde couche s'épaissit progressivement des bords vers le milieu, et se compose d'un très grand nombre de feuillets parallèles réunis par des piliers ; cette partie est spongieuse et légère. L'extrémité postérieure présente une cavité conique, bordée en dedans par une troisième couche calcaire (fourchette), qui continue sur les deux côtés de la masse foliacée interne. Cette cavité correspond au phragmocone des Bélemnites, mais elle n'est pas cloisonnée, ne présente pas de siphon ni de loge initiale. Enfin, la coquille se termine postérieurement par un rostre aigu, plus ou moins prononcé suivant les espèces. Le genre *Sepia* Lk. date de l'Éocène.

6e FAMILLE. — SPIRULIDÉS.

Nous avons décrit plus haut (page 623) la coquille du genre *Spirula*, qui présente cet intérêt spécial que c'est le seul genre de Céphalopode Dibranchial actuel à coquille cloisonnée.

Ce genre n'est pas connu à l'état fossile. Son origine est bien douteuse : il provient peut-être de *Spirulirostra* (?).

2e *Section*. — *Chondrophores*.

La réduction de la coquille externe primitive, que nous avons suivie pas à pas dans les familles précédentes, peut aboutir à sa disparition complète, et dès lors il ne subsiste plus que la partie apparue en dernier lieu, le *proostracum*, qui entre lui-même en régression, malgré sa grande taille, dans des formes où le rostre ou le phragmocone n'ont pas laissé de traces. Ces formes, que nous réunissons d'après M. Fischer dans le groupe des *Chondrophores*, sont donc caratérisées par l'absence de rostre et de phragmocone, et la coquille interne, appelée *plume*, devient elle-même pauvre en sels calcaires et se compose essentiellement de conchyoline.

Les Chondrophores sont connus depuis le Jurassique. Ils semblent donc bien antérieurs aux Béloptéridés et aux Sépiadés, dont cependant ils dérivent manifestement au point de vue morphologique. Cette anomalie ne doit pas nous surprendre : les Béloptéridés et les Sépiadés sont en effet des animaux fort rares dans le Tertiaire, et rien ne prouve qu'ils n'aient pas existé antérieurement : les Chondrophores ne se retrouvent d'ailleurs que dans un petit nombre de localités particulièrement propices à la conservation des productions cornées, comme Solenhofen, Eichstädt, le Wiltshire, etc. ; l'absence de Sépiadés et de Bélop-

téridés dans ces localités si restreintes ne peut pas être invoqué comme un argument contre l'enchaînement si manifeste indiqué par la Morphologie comparée.

Trachyteuthis v. Meyer rappelle tout à fait les Sépiadés par la forme de son proostracum : il est terminé par une pointe et présente deux larges expansions aliformes ; il se compose de feuillets cornés et calcaires superposés. Kimmeridgien.

Chez *Beloteuthis* Münst. (Lias supérieur), la portion centrale, losangique, est carénée ; elle est aussi bordée de deux ailes allongées.

La carène médiane qui apparaît chez *Beloteuthis* se retrouve dans un très grand nombre de formes vivantes et fossiles, entre autres *Loligo*. Il en est de même des expansions aliformes (*Glyphiteuthis*, etc.), qui peuvent se réduire considérablement.

La plume semble avoir une tendance à disparaître chez les formes vivantes ; ainsi, chez *Sepiola*, elle est beaucoup plus courte que le corps et a la forme d'une lancette. Cependant aucun Décapode connu n'est complètement dépourvu de cette production.

2e SOUS-ORDRE. — OCTOPODES.

Dibranchiaux nus, dépourvus de coquille interne; 8 bras pourvus de ventouses ou de crochets.

Le genre *Argonauta* est le seul genre d'Octopode pourvu de coquille externe, et encore cette coquille n'existe que chez la femelle, et son homologie avec celle des autres Céphalopodes est très discutable.

Cette coquille est enroulée en spirale très embrassante, ne formant qu'un petit nombre de tours. Elle est dépourvue de cloisons, de siphon et de loge initiale distincte. La portion initiale a la forme d'un capuchon tronqué par une surface concave. La coquille de l'Argonaute n'est pas adhérente à l'animal ; celui-ci peut en être detaché et continuer à vivre pendant quelque temps. Il s'y maintient par le moyen des deux bras de la première paire dorsale terminés chacun par un large pavillon qui adopte exactement la forme de l'un des côtés de la coquille. Il est probable que ces bras concourent à la sécrétion de la coquille et en sécrètent la couche externe, le reste étant produit par le manteau.

Cette analogie de forme extérieure a conduit Steinmann (1) à penser que les Argonautes étaient des descendants modifiés des anciennes Ammonites ; cet auteur divise le genre *Argonauta* en trois groupes correspondant chacun a un type distinct d'Ammonoïdes crétacés : *A. hians* Sol. rappelle *Hoplites auritus; A. tuberculata* Lk. correspond à *Scaphites Conradi* et *A. argo* L. à *S. compressus*.

Malgré les arguments ingénieux développés par Steimann, cette théorie ne nous semble pas devoir être acceptée, tant que les termes de passage n'auront pas été montrés. L'absence de cloisons et de siphon nous paraît être un argument irréfutable, tandis que d'autre part l'analogie des orne-

(1) Steinmann, *Elemente der Palæontologie*, p. 458.

ments ne peut avoir grande valeur. L'ornementation des Ammonites présente en effet une telle variété qu'il n'est pas étonnant qu'on puisse y retrouver les aspects réalisés dans toute autre coquille symétrique, sans que cela puisse impliquer aucun lien de parenté.

Argonauta est connu dans le Pliocène. Les autres Octopodes n'ont pas laissé de trace à l'état fossile.

Répartition géologique et phylogénie des Céphalopodes.

On ne sait rien actuellement sur l'origine des Céphalopodes : l'Anatomie comparée et l'Embryogénie nous montrent ce type comme bien plus distinct des deux classes des Gastéropodes et des Acéphales que ces dernières ne le sont entre elles; les rapports avec les Amphineures eux-mêmes sont assez vagues, et le groupe apparaît dans son ensemble comme ayant gardé beaucoup des caractères primitifs des Mollusques. En revanche, il est possible d'indiquer, avec de grandes probabilités, beaucoup de points de la phylogénie du groupe.

Tétrabranchiaux. — Il n'est pas douteux que les Tétrabranchiaux n'aient donné naissance aux Dibranchiaux, comme le montre toute l'anatomie du Nautile comparée à celle des Décapodes et des Octopodes. Les Tétrabranchiaux sont d'ailleurs bien plus anciens. Ils apparaissent en effet dès le *Cambrien supérieur*, par des formes (*Piloceras*, *Endoceras*), rares il est vrai, mais nettement indiquées comme plus voisines que les autres du type ancestral hypothétique qui pouvait être pourvu d'un abdomen bien développé. Ces formes se rencontrent dans l'*Ordovicien* côte à côte avec la plupart des genres de Tétrabranchiaux droits, courbés ou enroulés. Ceux-ci apparaissent dans nos mers très brusquement et sont représentés par un très grand nombre d'espèces. Il est ainsi difficile de décider si les formes droites ont véritablement précédé les formes enroulées comme cela semble probable *a priori*. On sait d'ailleurs que les formes involutes dans le jeune âge, ont manifesté de bonne heure des tendances au déroulement, ce phénomène s'étendant d'ailleurs à tous les groupes de Céphalopodes.

Il est probable que les genres fondés sur le degré d'involution et qui sont admis en général pour ne pas trop compliquer la classification, sont en réalité hétérogènes, et que l'ensemble des Tétrabranchiaux se compose de plusieurs séries parallèles où les formes droites, courbes, involutes et déroulées se succèdent sans qu'il y ait entre ces formes de lien de parenté directe. Mais ces séries diverses, dont l'existence a été démontrée par Hyatt, ne sont pas suffisamment dégagées pour que nous ayons pu les mettre ici en évidence.

Les Tétrabranchiaux atteignent leur apogée dans le *Silurien supérieur* et deviennent moins nombreux dans le *Dévonien*. Le *Carbonifère* ne montre pas d'affaiblissement dans la faune, mais le *Permien* est pauvre en Tétrabranchiaux, malgré les découvertes faites dans l'Inde et en Sicile. Deux genres seulement (*Orthoceras* et *Nautilus*) passent dans le *Trias*, et encore le premier n'y est-il représenté que par trois espèces. La persistance du genre *Nautilus*, seul représentant des Tétrabranchiaux depuis le Jurassique (à l'exception du genre tertiaire *Aturia*), est un fait des plus remarquables.

Dibranchiaux. — Entre les Tétrabranchiaux et les Dibranchiaux, nous trouvons, si nous acceptons les idées de M. Munier-Chalmas, une solution de continuité des plus nettes. Il n'existe, en effet, aucune transition entre les formes des loges initiales respectives des Nautiles et des Goniatites. Néanmoins, la filiation directe des deux sous-classes nous semble si nettement établie par l'Anatomie comparée, que nous n'hésitons pas à l'admettre ici. Les formes à loges initiales sphériques ou ellipsoïdales, c'est-à-dire les Goniatites, ont d'ailleurs apparu après les Tétrabranchiaux, dans le *Dévonien inférieur*.

L'on tend aujourd'hui à considérer les Goniatites comme constituant un type diphylétique. L'une des séries dériverait de formes nautiloïdes très involutes, elle débute par *Anarcestes* dans le Dévonien inférieur et comprend les formes à éléments suturaux peu nombreux ou, dans le cas contraire, subégaux (Primordialinés, Glyphiocératinés).

La seconde série, qui part de *Mimoceras* du Dévonien supérieur et moyen, renferme l'importante famille des Prolécanitidés, à nombreux éléments suturaux. Elle descendrait des Tétrabranchiaux non enroulés, par l'intermédiaire d'une forme curieuse, de position systématique un peu incertaine, *Bactrites* Sandb. (1). *Bactrites* est un Céphalopode droit, à cloisons peu sinueuses (un lobe latéral et un lobe externe), à siphon ventral protégé par des goulots siphonaux dirigés en arrière : la coquille débute par une loge initiale ovoïde. Ce fossile intéressant du Dévonien moyen (peut-être aussi Silurien) a donné lieu à des discussions qui ne sont pas encore terminées. Plusieurs paléontologistes le considèrent comme l'ancêtre *direct* des Bélemnoïdes, malgré l'énorme lacune stratigraphique qui va du Dévonien au Trias.

Si l'origine des Goniatites n'est pas complètement mise hors

(1) Sandberger, *Leth. palæont.*, t. 35. Voir aussi Hyatt, Genesis of the Arietidæ, *Proc. Bost. Soc.* 1889.

de doute, leur destinée ultérieure est au contraire beaucoup plus claire, et nous avons pu montrer, d'après les recherches récentes de Karpinsky, Holzapfel, Gemmelaro, etc., que les diverses familles de ce groupe, loin de s'éteindre à la fin de l'ère paléozoïque, évoluaient dans des directions parallèle en donnant naissance aux diverses séries d'Ammonites du Trias et du Jurassique. C'est surtout dans les couches du Permien de l'Inde et de Sicile que paraît s'être produite cette évolution plus ou moins rapide, suivant les groupes.

Dans tous les cas, les modifications produites sont, d'une part le changement dans la direction des goulots siphonaux qui se tournent en avant, d'autre part la découpure plus profonde des éléments suturaux qui, en général, deviennent aussi plus nombreux.

La série des Arcestidés dérive des *Magnosellares*, et par suite d'*Anarcestes*, dans le Permien. Les Tropitidés et les Cératitidés proviennent des Glyphiocératidés. Ces trois familles renferment la majeure partie des Ammonoïdes du Trias et elles s'éteignent à la fin de cette période. Mais dans ce même système, on trouve aussi de nombreux genres Angustisellés qui relient les types carbonifères et permiens aux formes jurassiques : tels sont d'abord les derniers Prolécanitidés à suture déjà ammonitique (*Lecanites*), qui donnent naissance dans le Lias aux Lytocératidés et aux premiers représentants des Phyllocératidés qui deviendront très importants dans le Jurassique, et enfin les Ptychitidés qui, suivant une hypothèse d'ailleurs discutée de Hyatt, produiraient par un rameau latéral le grand tronc des Ariétidés.

Le système *Jurassique* est l'époque de la plus grande extension des Ammonites, et dans son ensemble, la faune ammonitique est complètement renouvelée. Celles des familles triasiques qui persistent sont en effet représentées par des genres nouveaux.

Trois séries d'importance très inégale se distinguent dès le début du Jurassique et persistent jusqu'à la fin du Crétacé.

Les deux premières comprennent respectivement les familles des Phyllocératidés et les Lytocératidés, qui sont assez homogènes et ne donnent pas de branche latérale importante.

La troisième série comprend l'ensemble de toutes les autres Ammonites jurassiques et crétacées. Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut admettre que les Ariétidés du Lias inférieur ont été la souche commune de toutes ces formes. Cette importante famille, qui se décompose en deux branches directes

qui se développent dans le Lias, donne naissance de plus, dans le Lias inférieur, à deux rameaux très importants. Le premier conduit, par le genre *Ægoceras*, aux Polymorphidés, qui présentent avec des formes de la seconde série (Harpocératidés) des caractères de convergence tels que les formes adultes sont souvent presque semblables. Il est probable que la famille des Stéphanocératidés, la plus étendue de l'ordre entier, a aussi la même origine ; ce sont les branches terminales de cette série qui comprennent les genres les plus répandus dans le Crétacé. Le second rameau détaché des Ariétidés comprend les Harpocératidés du Jurassique, qui donnent naissance d'une part à des formes régressives à suture de Cératite (Pulchelliidés), d'autre part aux Haplocératidés.

Tant qu'on s'en est tenu, pour l'examen de la succession des Ammonitidés, à la région occidentale de l'Europe, on a été frappé de voir, après le Permien, le Trias et le Jurassique, la faune se renouveler presque complètement par l'extinction des genres anciens et l'apparition brusque des nouveaux. Cette considération a d'ailleurs été d'un grand poids dans la détermination des limites des systèmes dont il s'agit. Elles ont pu d'autre part être interprétées comme des arguments sérieux contre la théorie de l'évolution.

Mais plus récemment, les recherches faites dans les régions arctiques et méditerranéennes, dans l'Europe orientale et dans l'Asie, ont permis de découvrir, dans bien des cas, les localités où s'était produite l'évolution graduelle qui relie les formes discontinues de nos régions. Les types nouveaux amenés par les courants ont pu faire subitement apparition dans nos mers et se montreront d'autant plus dissemblables de ceux qui y avaient persisté, que la période pendant laquelle aura duré l'évolution aura été plus longue.

Nous avons insisté dans la partie générale de cet ouvrage sur les phénomènes intéressants que met en évidence l'histoire ontogénique et phylogénique des Ammonitidés, et nous n'avons plus à y revenir.

Les *Bélemnoïdes* dérivent-ils d'un type Ammonoïde déjà différencié, ou bien d'une forme radicale plus ancienne ? La question ne peut être résolue, étant données l'absence de ces formes dans le Permien et leur apparition subite, avec tous leurs caractères différentiels, dans le Trias. Mais il est néanmoins intéressant de constater que les premiers représentants de cette sous-classe sont moins éloignés que leurs successeurs des Tétrabranchiaux et des Ammonoïdes : ce sont les Aulacocératinés

à phragmocone et siphon très développés, avec des cloisons espacées En réduisant par la pensée la coquille des Bélemnitidés à ses parties les plus anciennement formées, ce qui est facile en tenant compte des lignes d'accroissement, on retombe sur une forme Ammonoïde droite, à cloisons simples, tout à fait analogue à *Bactrites*. Sans aller jusqu'à considérer le genre dévonien *Bactrites* comme étant lui-même la forme radicale des Bélemnoïdes, il est cependant permis de penser que ce groupe a dû dériver de formes analogues à *Bactrites*, qu'il s'est détaché de bonne heure des Tétrabranchiaux et a formé dès lors une branche indépendante des Ammonoïdes.

La phylogénie des Bélemnoïdes est facile à déterminer. Les Bélemnitidés, qui sont si riches en espèces dans le Jurassique, sont les descendants des rares formes du Trias. Le groupe décroît progressivement dans le Tertiaire et donne ensuite naissance dans ce dernier aux formes à rostre réduit, dont les Sépiadés sont les représentants les plus différenciés.

Les Chondrophores ont dû se séparer de très bonne heure des Phragmophores, puisqu'on en rencontre déjà dans le Lias. Ces formes jurassiques étaient très analogues aux formes actuelles.

Embranchement VIII MOLLUSQUES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Éocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. **IV. CÉPHALOPODES**																
S.-Cl. I. TÉTRABRANCHIAUX																
S.-Cl. II. DIBRANCHIAUX																
O. I. AMMONOIDES																
S. O. I. Rétrosiphonés																
Goniatitidés																
Clyméniides																
S. O. II. Prosiphonés																
Latisellés																
Angustisellés																
O. II. BÉLEMNOIDES																
S. O. I. Décapodes																
Phragmophores																
Chondrophores																
S. O. II. Octopodes																

IX[e] EMBRANCHEMENT. — VERTÉBRÉS (1).

Animaux à symétrie bilatérale, métamérisés. Système nerveux parallèle au tube digestif, squelette interne, formé primitivement d'une corde dorsale *située entre le tube digestif et le système nerveux, et constitué essentiellement à l'état adulte par un crâne et une colonne vertébrale, auxquels sont appendus les côtes et les membres* (2).

L'embranchement des Vertébrés fait partie du phylum des *Chordata* caractérisé par l'existence d'un organe de soutien, la *corde dorsale* ou *notochorde*, situé entre le tube digestif et le système nerveux, et aussi par l'existence de *fentes branchiales* faisant communiquer la région antérieure du tube digestif avec l'extérieur. Les termes inférieurs de cette série formant l'embranchement des *Protochordes*, sont des animaux mous, inconnus par conséquent à l'état fossile. Ce sont : 1° les Hémichordes (*Balanoglossus*) ; 2° les Urochordes ou Tuniciers ; 3° les Céphalochordes (*Amphioxus*). Les Vertébrés forment le second embranchement de cette série.

Il est à peine besoin de faire ressortir l'importance des Vertébrés en Paléontologie, surtout au point de vue de la Morphologie et de l'Évolution. La facilité relative avec laquelle leur squelette se conserve par la fossilisation rend leurs restes assez communs. Or le squelette interne est un appareil de première importance dans la morphologie de l'animal : il reproduit en quelque sorte schématiquement la forme extérieure et même l'organisation générale, donne des renseignements sur le genre de vie, le régime alimentaire et porte l'empreinte de toutes les adaptations que l'animal a pu subir, de telle sorte que dans aucun autre embranchement du règne animal les restes fossiles ne se rapprochent autant de l'animal complet. Par suite on a pu décrire avec détail une foule de formes intéressantes, les unes complètement éteintes,

(1) Ouvrages généraux. — Gaudry, *Enchaînement du monde animal.* — Zittel, Steinmann et Döderlein, Nicholson et Lydekker, *Traités de Paléontologie.* — Wiedersheim, *Anatomie comparée des Vertébres*, etc.

(2) Contrairement à la méthode que nous avons suivie jusqu'ici, nous nous abstiendrons de donner un aperçu général sur la morphologie des parties qui peuvent être conservées par la fossilisation. Les notions sur l'anatomie, l'histologie et le développement du squelette des Vertébrés, qui sont indispensables au lecteur qui aborde l'étude paléontologique de ces animaux, sont trop étendues pour pouvoir être présentées en quelques lignes. Dès lors, nous renvoyons pour ce sujet au chapitre XV des *Eléments d'Anatomie comparée* de R. Perrier, dont nous supposerons connus les points essentiels, et nous compléterons ces notions, *pour chaque classe,* par les données paléontologiques.

les autres placées sur les divers échelons des séries reliant les formes primitives aux formes actuelles qu'elles annoncent et expliquent. L'arbre généalogique des diverses classes de Vertébrés est donc très avancé, et même, ce qui est fort rare dans l'histoire paléontologique en général, des termes de transition ont été trouvés entre les diverses classes. Dans l'intérieur de groupes plus restreints, comme les ordres de Mammifères, l'évolution a été fréquemment déterminée avec une grande précision, et, à ce propos il est juste de constater que c'est précisément à propos des Mammifères fossiles que pour la première fois un enchaînement défini a été proposé, avec les données purement paléontologiques, par M. Gaudry. D'ailleurs, avant même que le transformisme fût en honneur, les Zoologistes les plus éminents avaient compris de quel grand intérêt l'étude des Vertébrés fossiles devait être pour les progrès de l'Anatomie comparée. Les recherches paléontologiques de Cuvier, de Geoffroy Saint-Hilaire, de Gervais, de L. Agassiz, de R. Owen, d'Huxley, ne sont pas les moindres titres de gloire de ces illustres savants.

1re Classe. — POISSONS (1).

Vertébrés aquatiques, respirant par des branchies. Cœur veineux formé d'une oreillette et d'un ventricule. Locomotion réalisée par des nageoires paires et impaires. Tégument pourvu d'écailles ou de formations osseuses dermiques. Sexes séparés. Reproduction ovipare. Pas d'amnios ni d'allantoïde.

Les parties du corps des Poissons habituellement conservées par la fossilisation sont d'abord le squelette interne, même dans certains cas s'il n'est pas ossifié ; puis en second lieu, les productions tégumentaires comme les écailles, les plaques dermiques, les dents, les épines et enfin les otolithes.

Nous allons montrer, en examinant successivement toutes ces productions, combien l'étude comparative des formes fossiles et des formes vivantes a permis en complétant ou précisant les données de l'Embryogénie et de l'Anatomie comparée, d'élucider d'importants problèmes morphologiques et de fixer avec une certaine précision l'arbre généalogique des Vertébrés aquatiques, au moins dans ses grandes lignes.

(1) Le grand ouvrage de L. Agassiz, *Recherches sur les Poissons fossiles* (1833-43), reste le travail le plus complet sur l'ensemble de la Classe.

§ 1. — Morphologie du squelette.

La Paléontologie ne commence à fournir de renseignements sur le squelette des Vertébrés qu'à partir de la classe des Chondroptérygiens. On sait que chez les Urochordes (Tuniciers) à l'état embryonnaire, et chez l'*Amphioxus*, le squelette se réduit à la *corde dorsale* ou *notochorde*, située entre le système nerveux et le tube digestif. Chez les Poissons proprement dits, du tissu mésodermique enveloppe complètement le système nerveux, et la distinction entre la capsule crânienne et la colonne vertébrale se manifeste à partir des Cyclostomes. Chez les Chondroptérygiens apparaissent les membres pairs.

Colonne vertébrale. — *A. Chondroptérygiens.* — La gaine

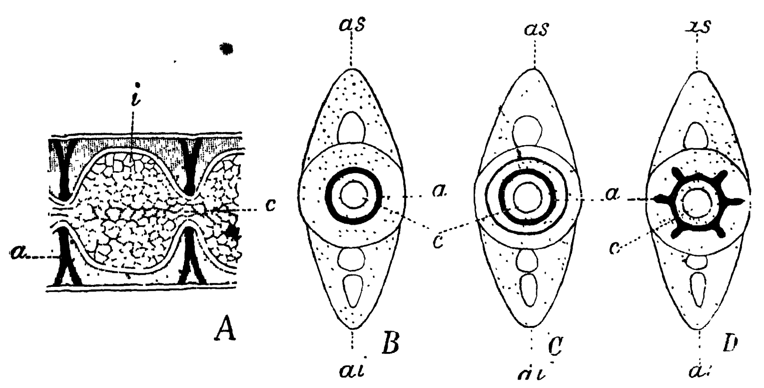


Fig. 391. — Schéma des vertèbres des Sélaciens. — A, *Disspondyles*, coupe longitudinale (Kölliker); B, *Cyclospondyles*; C, *Tectispondyles*; D, *Astérospondyles*, coupes transversales (Hasse). — *a*, parties calcifiées; *as*, arcs supérieurs; *ai*, arcs inférieurs; *c*, notochorde; *i*, espace intervertébral.

mésodermique de la notochorde est envahie chez les Chondroptérygiens par un cartilage continu qui ne présente aucune articulation, néanmoins la métamérisation apparaît par suite de la *calcification* qui se produit dans cette gaine et qui marque la première apparition des corps vertébraux. Tous les degrés se rencontrent dans cette calcification, qu'il ne faut pas confondre avec la formation d'un tissu osseux et qui permet la conservation à l'état fossile des formes réduites à ce stade.

La métamérisation apparaît avec son plus faible degré de développement chez un groupe éteint d'un grand intérêt, découvert jusqu'ici seulement dans le Permo-Carbonifère, le groupe des *Prosélaciens*, dont les deux principaux genres sont *Pleuracan-*

thus et *Xenacanthus*. Ces formes sont entièrement cartilagineuses, mais la présence de particules calcaires abondantes dans toutes les parties du squelette a permis la production d'empreintes très nettes dans les schistes. Les arcs vertébraux, dorsaux et ventraux, sont constitués par deux moitiés calcifiées, complètement indépendantes; c'est seulement dans la région caudale que les arcs ventraux viennent se souder en un processus médian (fig. 403, *ob*, *ub*).

Les *Notidanidés*, dont on fait parfois le sous-ordre des *Palæosélaciens* (*Disspondyles*) ne montrent aucune trace de calcification, et la formation du cartilage même est peu avancée. Les *Cyclospondyles* montrent des corps vértébraux bien distincts, où la calcification se produit suivant un anneau entourant la corde dorsale (fig. 391, A). Si la calcification est poussée plus loin, les arcs calcaires peuvent envahir complètement l'espace intérieur. Si les lames concentriques ont une importance prépondérante, on a le type des *Tectospondyles* (B); si au contraire les lames rayonnantes dominent, on a le type des *Astérospondyles* (C).

B. Ganoïdes. — La colonne vertébrale des Ganoïdes cartilagineux présente un stade encore moins avancé que celle des Chondroptérygiens : la segmentation n'est marquée que par les arcs neuraux, et il n'y a jamais de calcification. Aussi chez beaucoup de formes fossiles de ce groupe (Proganoïdes) le squelette axial n'a-t-il jamais été conservé. Chez certains Ganoïdes fossiles qui font la transition entre des groupes vivants, et en particulier chez les *Hétérocerques*, de même que chez les *Dipneustes*, on voit un commencement d'ossification des arcs supérieurs.

Un type fossile de transition intéressant est *Pycnodus*, où des expansions osseuses denticulées naissent à la base des arcs et marchent à la rencontre les unes des autres autour de la notochorde; mais souvent les plaques d'ossification de la face supérieure naissent, non des arcs neuraux, mais entre ces derniers (*pleurocentrum* des *Caturus*, *Euthynotus*, etc.).

Chez les Ganoïdes osseux (Lépidostéoïdes) les corps vertébraux sont préformés à l'état cartilagineux et envahis progressivement par l'ossification. Les arcs osseux forment aussi des corps vertébraux fortement amphicœliques séparés par des expansions de la notochorde.

C. Téléostéens. — Les Téléostéens présentent tous un progrès sur les Ganoïdes par le degré d'ossification qui cependant n'envahit pas en entier le corps de la vertèbre ; les arcs supérieurs s'unissent soit directement, soit par l'intermédiaire de cartilages ;

les arcs inférieurs ne se ferment que dans la région caudale.

Squelette de la tête. — Le squelette de la tête des Vertébrés se compose de deux parties : 1° Le *crâne*, qui consiste en une boîte cartilagineuse ou osseuse qui enveloppe l'encéphale ; 2° le *squelette viscéral* ou branchial, composé d'arcs cartilagineux ou osseux, séparés par des fentes faisant communiquer l'extérieur avec la portion antérieure du tube digestif.

A. Chondroptérygiens. — Le crâne des Chondroptérygiens est entièrement cartilagineux ; il se compose d'une boîte continue, fermée à la partie dorsale ; les capsules auditives et olfactives y sont soudées, tandis que les capsules oculaires en restent distinctes.

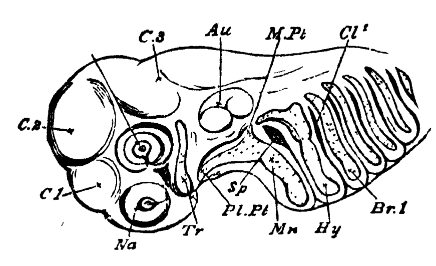


Fig. 392. — Tête d'un embryon de Raie de 34 millimètres. — C_1, C_2, C_3, les trois vésicules cérébrales ; *Tr*, trabécules ; *Au*, capsule auditive ; E, œil ; *Na*, capsule nasale ; *Mn*, pièce mandibulaire (cartilage de Meckel) ; M.*Pt*, pièce métaptérygoïde ; *Pl.Pt*, pièce palato-ptérygoïde (palato-carrée) de l'arc mandibulaire ; *Hy*, arc hyoïdien ; Br_1, premier arc branchial ; *Sp*, évent ; Cl_1, première fente branchiale (Parker).

Cette boîte constitue le *crâne primordial* qui se retrouve au début du développement chez tous es Vertébrés (fig. 392).

Dans le premier arc viscéral, le segment supérieur, ou *palato-carré*, forme la mâchoire supérieure, le segment inférieur, ou *cartilage de Meckel*, forme la mâchoire inférieure, qui s'articule en arrière avec la précédente ; le deuxieme arc (arc hyoïdien) est réduit à deux pièces dont l'une (*hyomandibulaire*) s'articule d'une part au crâne et de l'autre à l'articulation des deux mâchoires, et joue ainsi le rôle de suspenseur de la mâchoire, tandis que l'autre pièce (*hyoïde* vrai) double le cartilage de Meckel.

Tous ces caractères sont visibles sur les *Prosélaciens* du Permo-Carbonifère, qui, au point de vue du squelette céphalique, diffèrent des Sélaciens proprement dits par le fait que la bouche est terminale au lieu d'être ventrale. Il y a sept paires d'arcs branchiaux et l'arc hyomandibulaire porte de plus de très longs rayons de branchies. Le nombre sept se retrouve dans une genre vivant de Sélaciens, *Heptanchus*, qui est une subdivision du genre *Notidanus* Cuv. Les Notidanidés sont à cet égard comme à beaucoup d'autres les Sélaciens les plus voisins du type primitif.

B. Ganoïdes cartilagineux. — Dans un grand nombre de Ganoïdes vivants et surtout fossiles, toutes les pièces dépendant

du crâne primordial restent à l'état cartilagineux, mais déjà le processus d'ossification commence par des os dermiques qui forment une sorte d'exosquelette indépendant du cartilage sous-jacent. La fossilisation a permis de retrouver ces productions, et de suivre ainsi l'ossification progressive dans les types inférieurs.

Les plus anciens des Ganoïdes sont les Poissons *cuirassés* du vieux grès rouge (Dévonien d'Écosse et d'Amérique). Les *Ptéraspidés* (fig. 393) ont la tête et la partie antérieure du thorax protégées par un bouclier dorsal et un bouclier ventral. Ce dernier

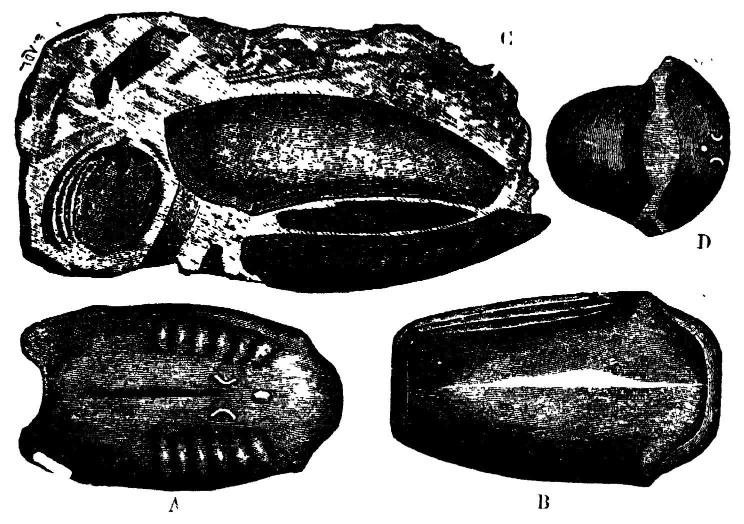


Fig. 393. — *Pteraspis*. — A, face inférieure ; B, face supérieure ; C, de côté ; D, en avant. — Silurien (Kunth).

est formé d'une seule pièce ovale: le bouclier dorsal se compose de plusieurs pièces fortement soudées.

La tête des *Céphalaspidés* est recouverte d'un bouclier formé d'une seule pièce (fig. 408). Les *Ptérichthydés* au contraire ont un bouclier céphalique formé de nombreuses grandes plaques osseuses (fig. 394) : ces plaques s'étendent aussi sur la portion antérieure du thorax, qui n'est pas nettement distinct de la tête. L'homologation de ces plaques avec les divers os de membrane des autres poissons est des plus incertaines.

Dans tous les types précédents, les portions internes du squelette ne sont pas conservées, et étaient certainement à l'état cartilagineux.

Dans les Ganoïdes proprement dits commence à se révéler la

disposition des plaques qui se fixera ensuite dans les types supérieurs. L'ossification commence par des os de membrane, développés dans les régions otique et optique; de plus une lame rhomboïdale osseuse se forme dans le derme sur le plancher de la cavité buccale et s'étend fort loin en avant : c'est le *parasphénoïde* dont la présence va devenir constante.

Enfin l'on voit apparaître, toujours sous forme d'os de mem-

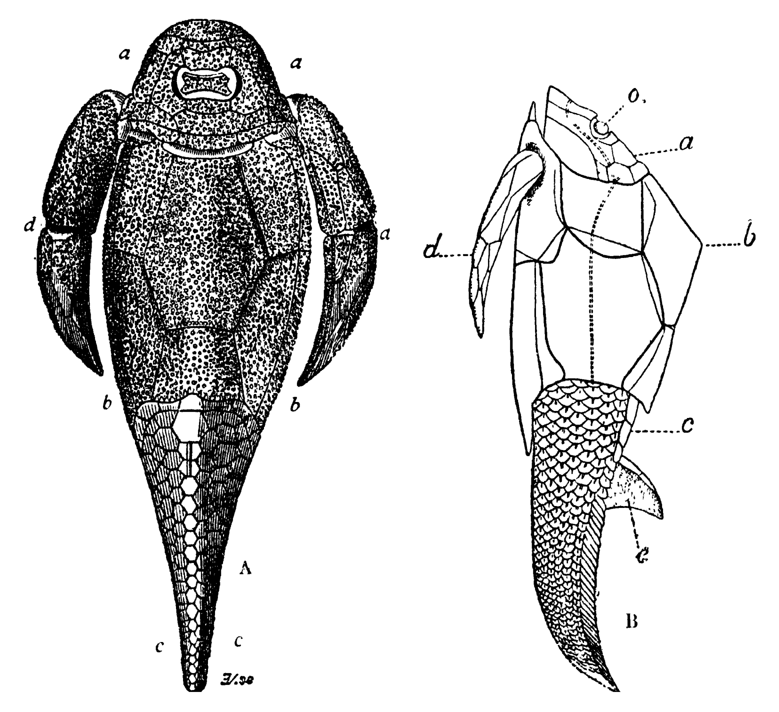


Fig. 394. — Ptérichthydés. — A, restauration d'*Asterolepis ornatus* Eichw. La queue provient d'un *Pterichthys* (Pander). — B, vue latérale de *Pterichthys cornutus* Ag. Dévonien d'Écosse (Traquair). — *a*, tête montrant au centre la cavité orbitaire; *b*, thorax; *c*, abdomen; *d*, nageoire thoracique; *e*, nageoire dorsale; *o*, œil.

brane, un appareil *operculaire*, développé dans un repli de la peau qui passe en avant des orifices des branchies. Cette lame peut être formée d'un seul os ou divisée en trois ou quatre os distincts.

Le squelette viscéral s'ossifie aussi partiellement, mais chaque segment cartilagineux peut donner naissance à plusieurs os : l'un des plus importants, dépendant de l'arc mandibulaire, est l'*os carré*, avec lequel s'articule la mâchoire inférieure.

Ces productions se retrouvent dans les Ganoïdes hétérocerques paléozoïques (Platysomidés, Palæoniscidés).

Chez les *Crossoptérygiens*, presque exclusivement paléozoïques,

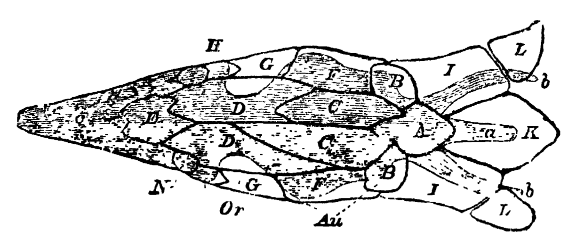


Fig. 395. — Os dermiques supra-crâniens de l'Esturgeon. Le crâne cartilagineux est supposé vu par transparence (partie ombrée). — *a*, *b*, crêtes osseuses postérieures du crâne; *c*, rostre; A, supra-occipital dermique; B, squamosal (post-pariétal); C, pariétal; D, frontal; E, nasal; F, postfrontal; G, sus-orbitaire; H, préfrontal; I, K, L, écailles de revêtement du corps; N*a*, capsule nasale; O*r*, orbite; A*u*, capsule auditive (Huxley).

s'accentue le processus d'ossification: les parois du crâne et les os de membrane qui forment la voûte de la boîte crânienne sont déjà tous formés et disposés sur le plan général qu'on va retrouver chez

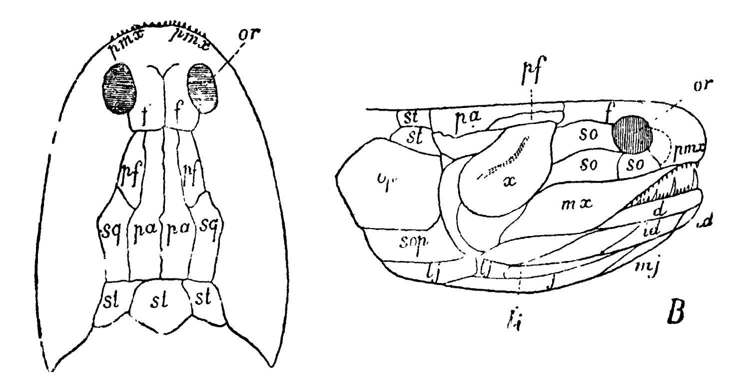


Fig. 396. — *Rhizodopsis sauroides* Will. (Carbonifère de Manchester). — A, crâne, vu par-dessus; B, vu de côté; *pa*, pariétal; *f*, frontal; *pf*, postfrontal; *sq*, squamosal; *st*, supra-temporal; *pmx*, prémaxillaire: *or*, orbite; *so*, suborbital; *mx*, maxillaire; *x* et *x'*, jugaux; *pop*, préoperculaire; *op*, operculaire; *sop*, suboperculaire; *md*, mandibulaire; *ag*, angulaire; *d*, dental; *if*, infradental; *j*, *lj*, *mj*, plaques palatines principale, latérale et moyenne (Traquair).

tous les Poissons osseux (fig. 396 et 397). On y distingue principalement des *os pariétaux* pairs en général (impairs chez les *Cœlacanthiniens*), des *frontaux*, un anneau *occipital*, un *parasphé-*

noïde, etc. La mâchoire supérieure n'est pas distincte chez les Cœlacanthiniens, et formée d'un os spécial (maxillaire) chez les autres ; la mâchoire inférieure comprend quatre os (*articulaire*, *angulaire*, *dental*, *infradental*). Le nombre des os de chaque région n'est d'ailleurs pas absolument fixé. Par exemple l'opercule est formé d'un seul os chez les Cœlacanthiniens et de trois os dans les autres familles. Les arcs viscéraux sont en général ossifiés.

C. Dipneustes. — Le crâne des *Dipneustes* présente des analogies avec celui des Ganoïdes cartilagineux, et rappelle aussi celui des Sélaciens par divers caractères. Il est remarquable par une particularité qui se retrouve chez les Chiméridés : la mâchoire supérieure, formée des cartilages palato-carré et hyomandibulaire, est soudée au crâne : ce caractère porte le nom d'*autostylie*. L'ossification des os de cartilage commence à apparaître, et les os de membrane ont la plus grande analogie avec ceux des Crossoptérygiens : les deux groupes sont reliés d'ailleurs à ce point de vue par des intermédiaires (*Dipterus*). Mais parmi les Dipneustes, les Sirénoïdes marquent une réduction dans le degré d'ossification des os de membrane de la voûte crânienne : ces os ne s'étendent pas en avant et en arrière jusqu'à l'extrémité du crâne.

D. Ganoïdes osseux et Téléostéens. — La transition des Ganoïdes cartilagineux aux Téléostéens se fait d'une manière graduelle par les Ganoïdes osseux où se manifeste plus ou moins complètement l'ossification du crâne primordial. Le plan général des os de membrane était déjà indiqué chez les Ganoïdes cartilagineux et ne subit plus que des modifications de détail : on peut dire seulement que le nombre des os de chaque région tend à se déterminer de plus en plus ; c'est ainsi que l'opercule sera presque constamment formé de quatre pièces.

La disposition des os reste la même chez les Ganoïdes osseux et les Téléostéens (fig. 397) (1).

Nageoires. — Les Poissons se meuvent au moyen de replis cutanés soutenus par des productions cartilagineuses ou osseuses, dont l'ensemble forme les nageoires. On distingue les nageoires impaires et les nageoires paires.

Les nageoires impaires sont situées dans le plan médian du corps. On les divise en nageoires *dorsales*, en nombre très variable, nageoire *caudale*, terminant le corps à l'extrémité de la colonne vertébrale, et nageoire *anale*, généralement simple, sur la face ventrale.

(1) Voir le tableau de ces os dans R. Perrier, *Él. d'Anat. comp.*, p. 879.

Les nageoires paires sont en tout au nombre de quatre : une paire de nageoires *thoraciques* en avant, et une paire de nageoires *abdominales* généralement en arrière.

Le squelette des nageoires est constamment formé de tiges cartilagineuses ou osseuses, parallèles. Chacune de ces tiges,

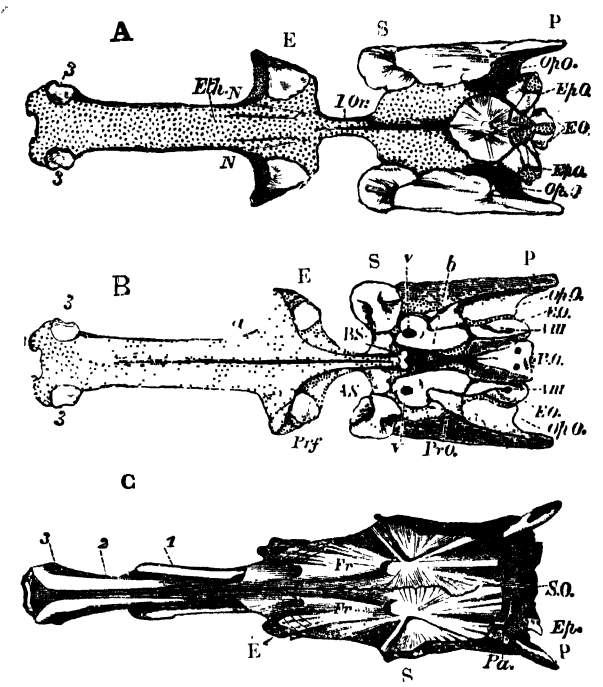


Fig. 397. — Crâne de Brochet (*Esox lucius*). — Crâne dont les os exodermiques ont été enlevés. — A, face supérieure; B, face inférieure. — 1° *région occipitale :* B.O, basi-occipital ; E.O, exoccipitaux, sur la ligne médiane le supra-occipital ; — 2° *région otique :* Pr.O, prootique ; E*p*.O, épiotique ; O*p*.O, opisthotique ; S, sphénotique ; P, ptérotique auquel s'articule l'hyomandibulaire ; 3° *région optique :* BS et *b*, basisphénoïde ; AS, alisphénoïde ; 1O*r*, orbitosphénoïde (septum orbitaire) ; — 4° *région nasale :* E, ectoethmoïde ; E*th*, mésethmoïde, non ossifié ; N, capsules nasales ; *a*, sillon pour loger la crête du parasphénoïde ; *s*, points d'ossification antérieurs (Huxley). — C, vue supérieure pour montrer les os de membrane ; S*o*, supra-occipital ; E*p*, épiotique : P*a*, pariétaux ; *s*, sphénotique ; F*r*, frontaux ; 1, 2, supra-ethmoides ; 3, nasaux (Huxley).

qu'on peut appeler *actinophore*, est elle-même formée de segments dont la nature morphologique a été élucidée par les travaux récents de Balfour, Huxley, Mivart, Tacher, Cope, etc. (1).

(1) Résumé historique de la question dans Cope, *The homologies of the fins of Fisches*. (*Amer. Natur.* 1890, p. 400.)

Nageoires impaires. — Il n'est pas douteux que l'ensemble des nageoires impaires ne dérive d'un repli médian du tégument qui se prolonge tout le long du corps et passe sur la queue sans s'interrompre. La nageoire impaire reste en cet état chez les Cyclostomes. Chez les Chondroptérygiens et au-dessus de ce groupe, elle se segmente en un nombre de fragments qui varie même dans l'intérieur d'une famille.

Les rayons des nageoires doivent-ils être considérés morphologiquement comme de simples prolongements fragmentés des apophyses épineuses, comme l'a pensé Gegenbaur, ou bien sont-ils des productions complètement

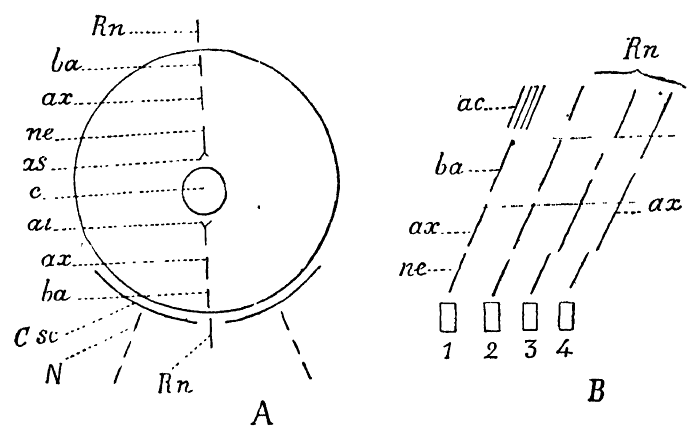


Fig. 398. — Diagramme de la nageoire dorsale, d'après Cope. — A. section schématique du corps du Poisson. — B, modifications progressives des parties constitutives de la nageoire : 1, état primitif : 2, 3, 4, états successifs ; *ic*, intercentra ; *as*, *ai*, arcs supérieurs et inférieurs ; *ne*, neurépine (apophyse épineuse) ; *ax*, axonost : *ba*, baseost ; *Rn*, rayons de nageoires ; *ac*, actinotrichia.

indépendantes comme l'a soutenu Tacher en s'appuyant sur le fait que ces rayons, chez la plupart des Poissons actuels, sont en nombre beaucoup plus grand que les vertèbres et sans aucune relation avec elles ? La Paléontologie a permis à Cope de donner de ce problème une solution vraisemblable. Dans le type primitif, un actinophore se compose, pour la portion comprise à l'intérieur du corps, de deux segments successifs, l'*axeost* et le *baseost*, en prolongement avec l'apophyse épineuse (fig. 398, *ax*, *ba*). Au baseost, qui est le segment le plus externe, s'adaptent des filaments très grêles de tissu mésodermique, beaucoup plus nombreux que les actinophores (*actinotrichia* de Ryder, *a*, *c*) qui traversent toute la largeur de la nageoire. Le développement ultérieur de ce type primitif consiste d'abord en ce que plusieurs *actinotrichia* juxtaposés sont remplacés par un seul axe cartilagineux ou rayon de nageoire sans que le nombre de ces rayons devienne jamais égal à celui des vertèbres. De plus les actinophores se déplacent dans leur ensemble et viennent alterner avec les apophyses épineuses. Enfin les *baseosts* se réduisent progressivement et avortent complètement chez les Téléostéens. Les rayons de nageoires se segmentent d'ailleurs dans le sens longitudinal pendant le cours de leur développement.

Le squelette des nageoires impaires est, en résumé, formé d'après Cope, de parties morphologiquement indépendantes des vertèbres, mais disposées métamériquement en concordance avec celles-ci.

Nageoires paires. — Les données embryogéniques et paléontologiques concordent d'une manière remarquable dans la théorie que nous acceptons ici au sujet de l'interprétation morphologique des nageoires paires. Les membres pairs apparaissent chez l'embryon de Torpille comme un repli longitudinal continu, situé latéralement, et faisant le tour du corps comme le repli qui donne les nageoires impaires. La résorption de ce repli laisse subsister seulement quatre expansions qui sont les rudiments des membres. Or, on connaît un Poisson fossile, *Climatius*, de la famille des Acanthodidés, chez lequel existe de chaque côté une série d'épines entre les nageoires pectorales et abdominales; ces épines sont semblables à celles qui supportent le bord antérieur de ces nageoires. On ne peut expliquer leur existence qu'en admettant que les nageoires dérivent d'un repli continu, comme celui qu'on trouve dans les embryons de Torpilles (Cope).

L'homologie des membres pairs et impairs est ainsi mise hors de doute, mais, tandis que les nageoires impaires sont directement superposées à la colonne vertébrale, pour les membres pairs les rayons des nageoires s'adaptent toujours à des pièces intermédiaires formant la *ceinture scapulaire* et la *ceinture pelvienne*.

La *ceinture scapulaire* primitive, cartilagineuse, se compose d'une paire de plaques allongées. Ces deux plaques ne sont pas réunies sur la ligne médiane dans le cas le plus simple, réalisé chez les Prosélaciens (fig. 403, *sg*). Elles se soudent au contraire du côté ventral chez les Sélaciens (fig. 399, A, *p*). Cette ceinture primaire se voit encore bien développée chez les Ganoïdes cartilagineux; mais de plus chez ceux-ci se développent des os de membrane qui rattachent au crâne les parties préexistantes. Ces formations nouvelles se développent beaucoup plus chez les Ganoïdes osseux et les Téléostéens (fig. 399, C).

La *ceinture pelvienne* reste toujours très réduite. Elle est formée de deux pièces triangulaires juxtaposées chez les Prosélaciens (fig. 403, *p*) ou soudées sur la ligne médiane (Dipneustes). Elle manque chez les Ganoïdes et les Téléostéens.

Les *nageoires paires* peuvent être construites suivant deux types distincts :

1° *Disposition monobasale.* — A la ceinture primaire s'articule une série axiale de pièces (*archiptérygium*), sur chacune desquelles se dispose de chaque côté un rayon. L'ensemble rappelle

donc la disposition des barbes d'une plume. Cette disposition *bisérielle* est appelée aussi *monobasale* parce que l'articulation avec la ceinture se fait par une seule pièce basilaire. Elle se

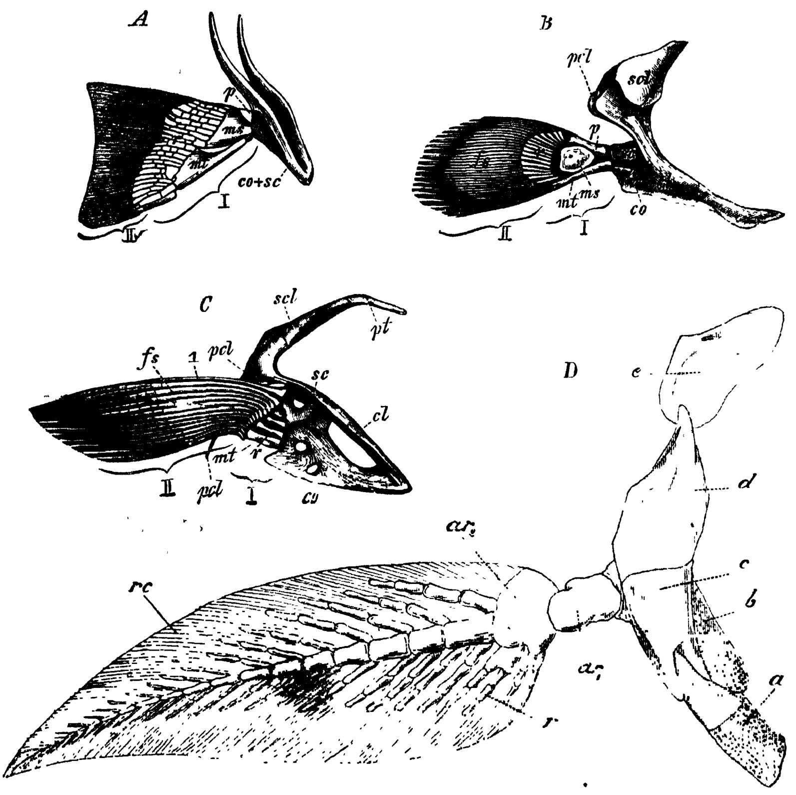


Fig. 399. — Ceinture scapulaire et membres antérieurs des Poissons. — A, B, C, disposition polybasale : A, *Heptanchus* (Sélacien) ; B, *Polypterus* (Crossoptérygien) ; C, *Salmolacustris* (Téléostéen); D, disposition monobasale : *Ceratodus Forsteri* (Dipneuste). — Ceinture scapulaire primaire : *co*, coracoïde ; *sc*, scapulum. — Ceinture scapulaire secondaire : *cl*, claviculaire ; *pcl*, post-claviculaire ; *scl*, supra-claviculaire ; *pt*, post-temporal, s'articulant au crâne. — I. Squelette primaire de la nageoire : *p*, proptérygium ; *ms*, mésoptérygium ; *mt*, métaptérygium ; *r*, rayons. — II. Squelette secondaire de la nageoire : *fs*, rayons secondaires ; 1, le premier d'entre eux. — *a*, cartilage médian ; *b*, cartilage huméral ; *c*, coracoïde ; *d*, scapulum ; *e*, supra-scapulaire ; ar_1, article basilaire sans rayons ; ar_2, deuxième article ; *r*, rayons ; *rc*, lames cornées de la nageoire (GÜNTHER).

rencontre dans le membre antérieur des Prosélaciens (fig. 403, *ax*), chez les Dipneustes (fig. 399 D), et parmi les Ganoïdes, dans le sous-ordre important des Crossoptérygiens (fig. 399, B).

2° *Disposition polybasale.* — Le second type est constitué par

un axe latéral, articulé avec la ceinture par trois pièces en général, et portant des rayons d'un seul côté. Ce type, appelé unisériel ou polybasal, se trouve chez les Sélaciens, la plupart des Ganoïdes et les Téléostéens (fig. 399, A et C). On voit la nageoire se développer, chez les embryons de Sélaciens, comme une tige cartilagineuse continue dont un des bords se découpe en rayons perpendiculaires à l'axe, s'articulant ultérieurement. Cette pièce est le *basiptérygium*. Dans la nageoire antérieure il s'ajoute à cet axe trois autres pièces, *proptérygium*, *mésoptérygium*, *métaptérygium*, toutes trois articulées avec la ceinture, et portant aussi des rayons latéraux.

La nageoire postérieure des Prosélaciens montre un cas intéressant de transition entre les deux types que nous venons de décrire : elle est à la fois *unisérielle* et *monobasale :* les rayons se disposent d'un seul côté d'une longue tige articulée (fig. 403, *ax*).

A mesure qu'on s'élève dans la série des Poissons, le squelette primaire se réduit de plus en plus, et chez les Téléostéens il n'en subsiste que la partie basilaire du métaptérygium et quelques rayons primaires. Le reste du squelette est constitué par des rayons secondaires qui deviennent très nombreux et articulés. Ces caractères se voient déjà chez divers Ganoïdes du Dévonien.

Quelle est, des deux dispositions que nous venons de décrire, la plus primitive, et quelle est celle à laquelle on peut rattacher phylogénétiquement le type des membres des Vertébrés aériens? La théorie de Gegenbaur, consistant à considérer la disposition polybasale comme primordiale, nous paraît généralement abandonnée. Les données paléontologiques sont en faveur de la théorie opposée, d'après laquelle le membre primitif serait unibasal. Le type polybasal a son origine dans la disposition réalisée par la nageoire postérieure des Prosélaciens : un certain nombre de pièces axiales (trois en général) glissent le long de la pièce basilaire, entraînant avec elles les rayons latéraux, et viennent s'adapter directement à la ceinture.

Nageoire caudale (1). — Le type le plus simple de nageoire caudale est réalisé chez l'Amphioxus, les Cyclostomes, les Dipneustes et un certain nombre de Ganoïdes (*Cœlacanthus*, *Platygnathus*). Dans ces types, la corde dorsale ou la colonne vertébrale arrivent jusqu'à l'extrémité du corps, et s'il y a des rayons de nageoires, ils sont situés symétriquement sur la partie dorsale et sur la partie ventrale : c'est le type *diphycerque*. Il

(1) Ryder, *Ann. Rep. of U. S. Commission of Fisheries*, 1886. — Baur, *Amer. journ. of Morphology*, 1889.

doit être considéré comme primitif, car c'est lui qui est réalisé dans les types les plus anciens, et de plus dans beaucoup d'autres à l'état embryonnnaire.

Chez *Polypterus* l'extrémité de la corde dorsale se relève un

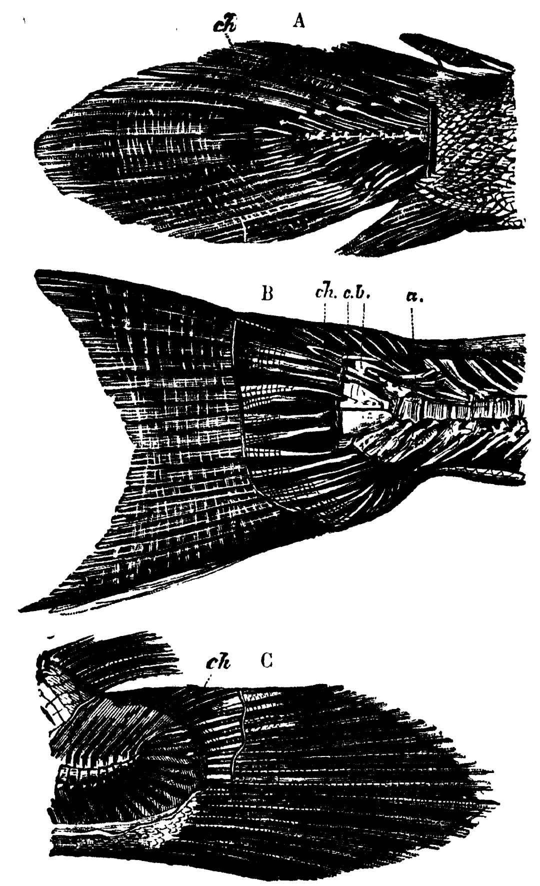


Fig. 400. — Nageoires caudales de Poissons. — A, *Polypterus* (diphycerque); B, *Amia* (homocerque); C, *Salmo* (extérieurement homocerque); *ch*, notochorde; *a*, *b*, *c*, pièces osseuses (arcs modifiés) recouvrant la notochorde (Kölliker). — Pour le type hétérocerque, voir figure 411, page 726.

peu vers le haut (fig. 400, A) : c'est la première indication d'un processus qui aboutit chez les Sélaciens et un grand nombre de Ganoïdes à un type nouveau, dit *hétérocerque*. La colonne vertébrale est fortement recourbée vers le haut et les rayons qu'elle porte à sa surface supérieure sont très courts. Au contraire, sur la face inférieure ils s'allongent considérablement pour se rac-

courcir ensuite ; la queue présente ainsi deux lobes inégaux, le supérieur seul contenant la colonne vertébrale (fig. 411, B).

3° Le troisième type, réalisé chez les Téléostéens, est dit *homocerque*. La queue se compose de deux lobes égaux ; la colonne vertébrale n'atteint pas l'extrémité du corps et les rayons en partent de tous les côtés. Mais ici encore la symétrie n'est qu'apparente ; à la dernière vertèbre fait suite un os plat (*os hypural*) qui provient de la soudure de plusieurs apophyses inférieures et de rayons de nageoires ; c'est de cet os que partent la plupart des rayons de chacun des deux lobes, que l'on peut donc considérer comme des dépendances morphologiques de la partie inférieure de la colonne vertébrale.

Nous verrons, à propos de la classification, comment le type homocerque dérive du type hétérocerque, beaucoup plus ancien, par des transitions graduelles réalisées chez les Ganoïdes osseux (Lépidostéoïdes et Amioïdes, fig. 400, C), plus récemment apparus que les hétérocerques et plus anciens que les Téléostéens.

L'embryogénie confirme d'ailleurs cette manière de voir : les Téléostéens, qui sont diphycerques à l'apparition des nageoires, deviennent ensuite franchement hétérocerques, et ce n'est que plus tard que la portion terminale relevée de la corde dorsale s'atrophie ou bien se transforme en un stylet oblique, indépendant des vertèbres (*urostyle*).

4° Enfin dans quelques Téléostéens (*Fierasfer*, *Mola*, etc.) les vertèbres terminales avortent, de sorte qu'un intervalle subsiste entre les actinophores et l'extrémité de l'axe. Cette disposition dite *géphyrocerque* est de nature régressive et ramène au type diphycerque en apparence.

§ 2. — Productions tégumentaires.

Les productions tégumentaires des Poissons, c'est-à-dire les écailles, les dents et les épines, sont les parties du corps qui se conservent le plus facilement par la fossilisation, si bien que beaucoup de formes éteintes ne sont encore connues que par des restes de cette nature.

Écailles. — Les écailles sont chez les Poissons des productions *dermiques*, dont l'importance pour la classification a été mise en lumière par L. Agassiz. Ces productions se fossilisent facilement et sont d'un grand secours pour la détermination des ordres.

1° Écailles placoïdes. — Chez les Sélaciens la peau renferme une multitude de petits corpuscules de consistance osseuse qui

peuvent chez les Raies faire place de distance en distance à des plaques semblables à des boutons et surmontées d'un aiguillon. Les papilles peuvent parfois être très rapprochées et l'ossification peut devenir continue. Le corps est alors protégé par une véritable cuirasse d'os dermiques.

Chaque papille (fig. 401, 6) se compose d'une base (*B*) qui est reliée par des tractus conjonctifs au derme non ossifié et passe insensiblement à la partie saillante; celle-ci contient à son centre une pulpe qui envoie de tous côtés des prolongements ramifiés et constitue la partie vivante de l'écaille. Ces ramuscules traversent la courbe moyenne constituée par de la *dentine*, qui est un mélange de matière organique et de sels de chaux. L'enveloppe externe est formée d'une couche d'émail, pauvre en matière organique (3-4 p. 100) et riche en phosphate (90 p. 100), distribuée en prismes accolés (visibles seulement en lumière polarisée).

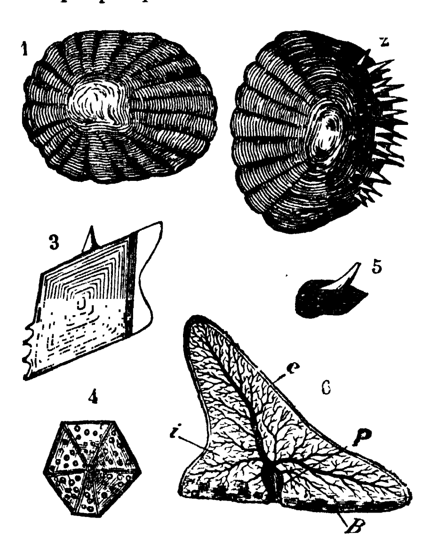


Fig. 401. — Écailles des Poissons : 1, écaille cycloïde; 2, écaille cténoïde, 3, écaille ganoïde; 4, écaille placoïde; 5, boucle de Raie; 6, coupe d'une écaille placoïde; *B*, partie basilaire; *p*, papille; *i*, ivoire, parcouru par des prolongements de la pulpe (vaso-dentine); *e*, email.

2° ***Écailles ganoïdes.*** — Les Poissons de l'ordre des Ganoïdes, à part quelques exceptions, ont des écailles en général rhombiques (fig. 401, 3) enfoncées par un côté dans la peau et libres ou imbriquées par le côté opposé. La couche d'émail qui recouvre les écailles est brillante et donne au tégument un éclat particulier. Souvent elles s'engrènent de l'une à l'autre par l'intermédiaire de fortes pointes (au nombre de 1, 2, 3), entrant dans des cavités correspondantes de l'écaille voisine; l'un des bords latéraux peut aussi être denticulé.

Les écailles ganoïdes sont dépourvues de pulpe; on y distingue toujours une partie interne (dentine) et une enveloppe externe (émail). La dentine est parfois absolument analogue à un os, avec des canaux de Havers ramifiés et des ostéoplastes. Mais ordinairement les ostéoplastes sont très peu nombreux et les

canaux de Havers font défaut; la dentine est traversée par des tubes ramifiés, extrêmement fins.

3° *Écailles des Téléostéens.* — Les écailles *cycloïdes* (fig. 401, *1*) sont arrondies par leur bord libre, anguleuses ou droites par la portion qui s'insère dans la peau. Les écailles *cténoïdes* (*2*) ont le bord postérieur découpé en fins denticules. La structure est la même dans les deux cas. Elles sont minces, et ornées de stries concentriques d'accroissement et de stries rayonnantes. Les lignes concentriques sont produites par des épaississements de l'émail, délimitant des vallécules où existent des interruptions dans la couche d'émail; les petits sillons rayonnants sont des interruptions de ce genre. L'émail ne contient jamais de tubules.

Dents. — La structure des dents des Poissons montre une analogie profonde avec celle des écailles placoïdes, si bien qu'on doit les considérer aussi comme des papilles dermiques de grandes dimensions, développées dans la muqueuse buccale. La dent comprend une *couronne* ou partie libre et une *racine* insérée dans les tissus sous-jacents, très rarement enfermée dans un alvéole creusé dans les tissus osseux.

La portion centrale de la dent, la *pulpe*, est traversée par des vaisseaux sanguins et des nerfs; elle peut s'ossifier partiellement.

L'*ivoire* ou *dentine* constitue la portion la plus développée. C'est un mélange de matière organique et minérale; elle est traversée par d'innombrables canalicules rayonnants, ramifiés, qui sont occupés par les prolongements des *odontoblastes*, cellules propres de l'ivoire. Parfois la dentine reste à cet état de simplicité (*Pycnodus*, *Mesodon*, etc.). Mais en général il s'y développe de très nombreux canaux de Havers partant de la pulpe et s'anastomosant entre eux; les ostéoplastes se disposent en cylindres concentriques autour de ces canaux qui contiennent des vaisseaux sanguins; de très fins canalicules rayonnent autour de ces canaux de Havers. Cette structure presque identique à celle des *os*, caractérise la *vasodentine*, qui ne se rencontre jamais chez les autres Vertébrés.

L'*émail* est beaucoup moins développé chez les Poissons que chez les Vertébrés supérieurs : il est ordinairement réduit à une couche très mince où l'on voit en lumière polarisée des prismes normaux à la surface.

La *racine* montre tous les passages entre un amas conjonctif traversé par des canaux de Havers dépourvus de canalicules latéraux, et la vasodentine typique. La racine, au début est une simple plaque qui unit la couronne au tissu sous-jacent, mais parfois elle s'épaissit et peut même se diviser en deux ou plusieurs lobes. Elle est toujours dépourvue d'émail.

Le remplacement des dents des Poissons présente une différence importante avec le cas des Vertébrés supérieurs. Tandis que, chez ceux-ci, les dents de remplacement apparaissent au-dessous des autres et les chassent dans le sens vertical, chez les Poissons, au contraire, elles se montrent à côté des autres, vers l'intérieur de la bouche; à mesure que les dents anciennes viennent à s'user, les nouvelles les repoussent en avant et prennent progressivement leur place en les détachant de leur lame basilaire.

On trouve des dents chez les Poissons aux places les plus variées : il y en a non seulement à l'entrée de la bouche sur les maxillaires et inter-maxil-

laires, mais aussi dans l'intérieur et au fond de la cavité buccale, dans le pharynx et même sur les arcs branchiaux.

Ichthyodorulithes (1). — Les Chondroptérygiens possèdent des épines puissantes, isolées, qui s'insèrent dans le derme en divers points de la ligne dorsale, et en particulier derrière la tête et sur la queue (fig. 402), et Jæckel a même trouvé les termes de

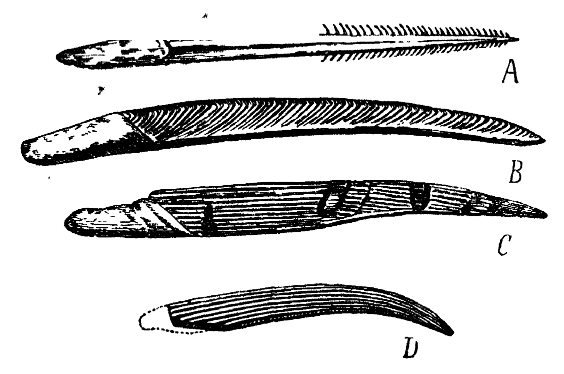


Fig. 402. — Ichthyodorulithes de Chondroptérygiens. — A, épine nuquale de *Xenacanthus*. — B, épine de nageoire de *Gyracanthus*. — C, épine de *Sphenacanthus* (Permien). — D, épine d'*Onchus tenuistriatus*, Silurien sup. de Ludlow (Lydekker).

passage entre ces dernières et les épines. Leur structure est identique à celle des dents et des écailles. Leur ornementation varie beaucoup et permet souvent de reconnaître les genres. Elles se fossilisent facilement, et fréquemment on les rencontre isolées. On en a décrit un grand nombre qui n'ont pas toujours pu être rapportées à des types connus.

Otolithes. On sait qu'un rôle important dans le mécanisme des impressions auditives est joué par les *otolithes*, corpuscules calcaires cristallisés situés au-dessus des taches auditives dans l'oreille. Or, chez les Téléostéens ces concrétions forment des masses porcelanées relativement volumineuses. Koken (2) a réussi à trouver des caractères distinctifs dans les otolithes des diverses familles, et a appliqué ces résultats à l'étude des otolithes fossiles. Ces productions sont extrêmement abondantes dans les terrains tertiaires et sont même tout ce qui représente les traces de Poissons dans certains facies marneux et arénacés. Koken a pu aussi retrouver de l'Oligocène au Pliocène quelques formes abyssales inconnues jusque là à l'état fossile (Macruridés, Berycidés) et il a déduit pour la phylogénie les résultats les plus curieux de ses découvertes.

(1) Jæckel, *Zeit. d. deutsch geol. Ges.* 1891. — *Sitz. Gesell. Naturfr. Berlin*, 1890.

(2) Koken, *Sitz. Ges. Nat. Berlin*, 1889.

§ 3. — Classification.

La classification des Poissons est une des plus solidement établies qu'on puisse trouver dans le règne animal. Si ici, comme partout, on rencontre des divergences entre les divers auteurs elles sont assez superficielles, et proviennent surtout de différences d'appréciation dans la valeur des coupures, et aussi de la difficulté de limiter nettement le groupe étendu et polymorphe des Ganoïdes, dont les relations avec les autres ordres sont de toute évidence.

1er Ordre. — CYCLOSTOMES.

Les Cyclostomes étant entièrement cartilagineux et jamais calcifiés, sont inconnus à l'état fossile. On ne connaît même pas de dents que l'on puisse avec certitude rapporter à cet ordre. Les productions appelées Conodontes, qui abondent dans certaines couches du Silurien et que l'on avait supposé être des dents de Cyclostomes, sont, comme l'a montré leur structure microscopique, des armatures buccales d'Annélides.

2e Ordre. — CHONDROPTÉRYGIENS (*ÉLASMOBRANCHES*) (1).

Poissons cartilagineux où le squelette présente parfois des cas de calcification, mais jamais d'ossification véritable. Queue hétérocerque, tégument renforcé par des granulations calcifiées ou ossifiées, armé d'épines. Bouche généralement à la face ventrale de l'animal. Branchies dans des poches ; pas de vessie natatoire.

1er SOUS-ORDRE. — PROSÉLACIENS (*ICHTHYOTOMES*) (2).

Les Pleuracanthidés, limités aux époques houillère et permienne, sont les plus inférieurs en organisation de tous les Poissons conservés à l'état fossile. Quoiqu'ils ne présentent jamais trace d'ossification, leur squelette est bien connu, grâce à la présence de corpuscules calcaires, prismatiques, qui se développent dans l'épaisseur du cartilage dans toutes les parties du squelette. L'ensemble de l'organisation rapproche ce groupe des Sélaciens, mais il reste à un état d'infériorité organique plus prononcé. Le crâne est continu, et la bouche est terminale au lieu

(1) Smith Woodward, *Catalog of fossil Fishes in Brit. Mus.* I. 1889.
(2) Fritsch, *Fauna der Gaskohle..... Böhmens.* II et III. — Döderlein, *Zool. Anz.* 1888, p. 123. — Koken. *Sitz. Ges. Naturf. Berlin*, 1888. — Ch. Brongniart, *Bull. Soc. Géol. France*, 1888. — *C. R. Ac. Sc.* T. CVI. — Ch. Brongniart et Sauvage, *Faune Ichthyologique de Commentry*, 1889.

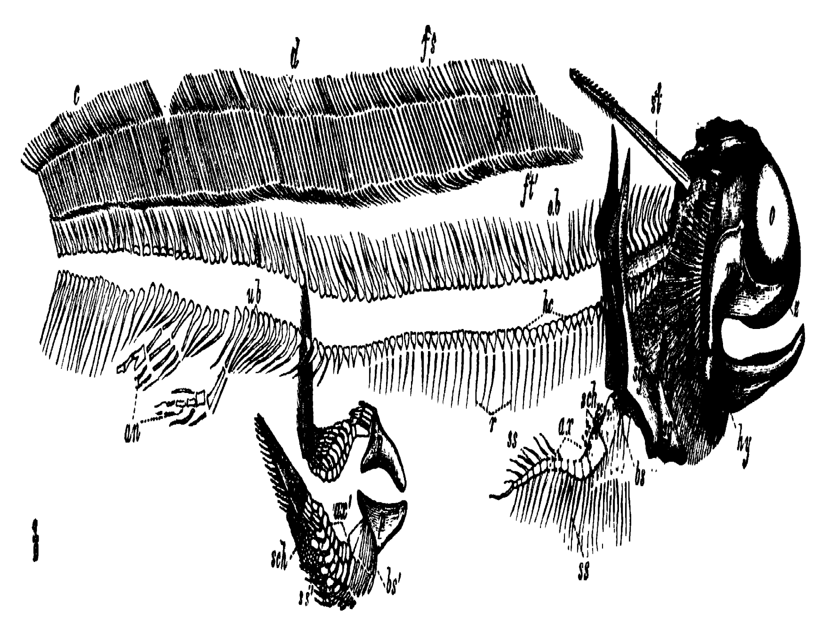


Fig. 403. — *Pleuracanthus Decheni* Goldf. Permien, Lebach. Il manque l'extrémité caudale. — *Région céphalique* : *o*, orbite; *pq*, palato-carré; *nd*, mâchoire inférieure ; *hm*, hyomandibulaire; *hy*, hyoïde; *k*, rayons de la première branchie; *kb*, arcs branchiaux; *z*, dents maxillaires : *sz*, dents pharyngiennes; *st*, aiguillon nuqual. — *Colonne vertébrale* : *ob*, arcs supérieurs; *hc*, intercentra; *r*, côtes; *ub*, arcs inférieurs. — *Nageoires impaires* : *d*, dorsale ; *c*, caudale ; *an*, deux anales; *fs*, rayons de nageoires ; *ft*, *ft'*, rayons porte-nageoires (*actinophores*). — *Membre antérieur* : *sg*, *sg'*, ceinture scapulaire; *ax*, axe monobasal ; *ss*, rayons (bisériels) ; *bs*, rayons latéraux ; *sch*, écailles. — *Membre postérieur* : *p*, bassin ; *ax'*, axe monobasal ; *ss'*, rayons (unisériels) ; *bs'*, rayons latéraux : *sch*, écailles; *cop*, organe mâle de copulation. — Restauration de DODERLEIN.

d'être ventrale comme chez les Sélaciens ; les arcs viscéraux sont au nombre de sept : ce nombre caractérise les formes primitives du groupe. Les corps des vertèbres ne sont pas distincts, mais les arcs supérieurs sont bien développés. Les nageoires paires sont à un état de très grande simplicité. Elles sont recouvertes de fines écailles qui manquent sur le reste du corps. Les membres antérieurs ont la disposition bisérielle comme les Crossoptérygiens et les Dipneustes, les membres postérieurs ont au contraire la disposition unisérielle. Les individus âgés ont des organes d'accouplement.

Au point de vue de l'évolution de la classe entière des Poissons, les Pleuracanthidés ont un intérêt tout à fait primordial. Ils représentent en effet le stade évolutif qui suit celui des Cyclostomes, et qui est réalisé ensuite temporairement par les embryons des autres Poissons. De plus ce groupe a des affinités très réelles, comme le soutiennent Brongniart et Döderlein, avec les Chiméroïdes, les Crossoptérygiens et les Dipneustes, quoique les relations les plus étroites soient avec les Sélaciens. Il vient donc combler la lacune qui subsiste entre les groupes en question, et constitue un représentant à peine modifié de la souche commune dont sont sortis ces derniers.

Les trois genres d'Agassiz, *Orthacanthus*, *Pleuracanthus*, *Xenacanthus*, qu'on avait récemment confondus en un seul, ont été en dernier lieu soigneusement distingués par Fritsch surtout d'après la constitution des nageoires et de l'aiguillon céphalique.

S. Woodward considère la famille des CLADODONTIDÉS comme intermédiaire entre les Pleuracanthidés et les Sélaciens proprement dits ; des caractères de transition se voient en effet dans la nageoire. Malheureusement ces formes intéressantes sont encore très mal connues et représentées surtout par des dents de *Cladodus* Ag. provenant du Carbonifère.

2e SOUS-ORDRE. — SELACIENS.

Squelette interne calcifié seulement à la surface ou non calcifié. Corps vertébraux distincts. Nageoires polybasales. Bouche ventrale. Mâchoire supérieure mobile, non soudée au crâne.

1re Section. — Squaloïdes.

Corps très allongé, nageoires paires obliques par rapport au corps. Ceinture scapulaire incomplète.

Si l'on classe les Squaloïdes d'après le degré d'ossification des

corps vertébraux, on forme une série progressive continue depuis les Prosélaciens jusqu'aux Rajidés. Il est intéressant de constater que cet ordre de différenciation concorde dans les grandes lignes avec l'ordre d'apparition paléontologique. Il y a cependant exception apparente pour la famille des NOTIDANIDÉS, qui renferme les formes les plus inférieures des Squalidés actuels, et semble n'apparaître que dans le Jurassique. Mais il est bien clair que cette anomalie n'est due qu'à la difficulté de fossilisation de ces poissons cartilagineux.

1er groupe. Disspondyles. — Corps des vertèbres mal séparés (fig. 391, A). Deux paires d'arcs vertébraux par segments dans la région caudale, une seule nageoire ventrale et une dorsale sans aiguillons. Six à sept fentes branchiales. Au point de vue du nombre des fentes branchiales et de leur position très en

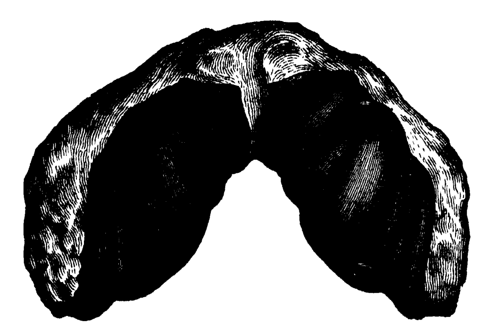


Fig. 404. — Mâchoire inférieure et dents de *Cochliodus contortus* Ag. Carbonifère d'Irlande (NICHOLSON).

avant des nageoires pectorales, les NOTIDANIDÉS apparaissent encore comme les plus primitifs des Squales (Jæckel).

Les seuls individus complets de Notidanidés ont été trouvés dans le calcaire lithographique d'Eichstädt. Mais les dents isolées se rencontrent dès le Lias. Celles de la mâchoire supérieure ont de six à huit pointes décroissant graduellement et inclinées (fig. 405, *D*); quand on examine celles de la mâchoire inférieure en allant de la périphérie vers la ligne médiane, on voit les pointes devenir moins nombreuses, tandis que l'une d'elles dépasse de plus en plus les autres : les dents du centre ont une grande pointe entre deux petites. Toutes ces dents sont supportées par une racine peu élevée. L'impossibilité de distinguer les dents d'*Hexanchus* et d'*Heptanchus* a conduit les paléontologistes à conserver le grand genre *Notidanus* Cuv.

Entre les Notidanidés et les Cestracionidés se placent deux

familles éteintes connues seulement par les dents et les Ichthyodorulites. On sait de plus que chez *Hybodus* Ag. la corde dorsale n'est pas segmentée. Les genres nombreux sont caractérisés par la forme de ces organes.

Chez les Hybodontidés du Carbonifère, les dents ont plusieurs pointes aiguës décroissant du milieu aux côtés (*fig.* 405, *F*).

Les dents des Cochliodontidés sont au contraire larges, bombées et sillonnées, et en petit nombre. *Calchodus*, Permien de Thuringe; *Cochliodus* Ag. Carbonifère d'Irlande (fig. 404).

2e **groupe. Cyclospondyles.** — Ce groupe, encore peu élevé en organisation dans son ensemble, contient d'ailleurs des formes très inférieures (*Læmargus*), mais qui sont encore inconnues à l'etat fossile. La famille des Spinacidés n'est connue avec certitude que depuis le Lias. Dents triangulaires, de petites dimensions. — *Palæospinax* Egert. Lias inferieur. — *Spinax* Cuv. Tertiaire, Actuel. — *Acanthias* Bon. Cretacé, Actuel.

Les Pristiophoridés, caractérisés par leur long museau en forme d'epée, datent aussi du Lias (*Squaloraja* Riley). La position des fentes branchiales marque aussi, d'après Jæckel, l'infériorité du type.

3e **groupe. Astérospondyles.** — La calcification des vertèbres est produite par des lames rayonnantes. Les diverses familles se

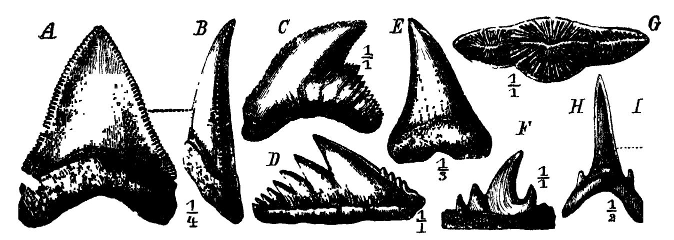


Fig. 405. — Dents de Squaloïdes. — A, B, *Carcharodon megalodon* Ag. Miocène, Malte. — C, *Galeocerdo aduncus* Ag. Miocène, Baden. — D, *Notidanus serratus* Fraas. Tithonique, Nusplingen. — E, *Oxyrhina hastalis* Ag. Miocène, Hongrie. — F, *Hybodus reticulatus* Ag. Sinémurien, Angleterre. — G, *Acrodus nobilis* Ag. Lias, Wurtemberg. — H, I, *Lamna contortidens* Ag. Miocène, Suldorf (Emprunté à Steinmann).

groupent facilement d'après le degré de calcification des vertèbres. Dans la série ainsi formée, on voit la queue, d'abord diphycerque chez les Cestracionidés et les Scyllidés, devenir hétérocerque chez les Galéidés et les Carcharidés. Les formes inférieures sont précisément les plus anciennes : ce sont les Cestracionidés dont les dents se trouvent à partir du Silurien. Elles sont nombreuses et serrées, disposées sur plusieurs rangs, aiguës en avant de la mâchoire, et devenant progressivement larges et bombées en arrière. La vertèbre, encore mal calcifiée à sa zone interne, présente un cas de transition entre les *Disspondyli* et les autres *Asterospondyli*.

Nombreux genres caractérisés par la forme des dents, très communes à l'état fossile (fig. 405). Elles forment un pavage continu divisé en rangées obliques : on voit chez *Cestracion* Cuv. une transition intéressante entre les deux types de dents : celles des premières rangées sont aiguës et triangulaires : elles passent graduellement à des dents allongées en forme de coussin, creusées d'un faible sillon longitudinal. Les dents d'*Acrodus* Ag. (*G*) sont peu élevées, plus allongées, creusées d'un sillon longitudinal profond d'où partent de nombreux sillons latéraux. On a trouvé ces dents en place sur des mâchoires d'*Acrodus* de Lyme Regis : elles sont côte à côte sur des rangées transversales et deviennent plus aiguës sur l'intermaxillaire.

Chez *Strophodus* Ag. (Jurassique) les dents prennent la forme de coussin quadrangulaire, avec une racine élevée, de même forme; la surface est ornée de fins sillons réticulés, et comme chagrinée.

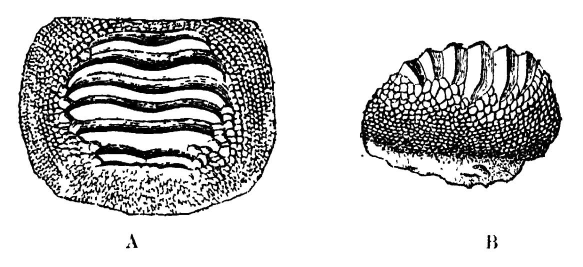


Fig. 406. — Dents de *Ptychodus*. — A, de face : B, de profil.

Ptychodus Ag. (fig. 406) a des dents carrées très élevées pourvues de profonds sillons parallèles qui peuvent s'anastomoser et sont granuleuses sur leurs bords.

Dans les quatre familles suivantes, qui datent du Jurassique, la vertèbre est mieux ossifiée et présente toujours huit rayons; la queue est hétérocerque ; les dents sont triangulaires, aplaties, et ont toujours une très forte pointe médiane qui peut exister seule. Ces dents sont extrêmement communes à l'état fossile et suffisent pour déterminer les genres.

Chez les Scyllidés, la pointe médiane est bordée de deux petites pointes latérales. *Palæoscyllium* Wagn. Kimmeridgien d'Eichstädt ; *Scyllium* Cuv. Crétacé supérieur-Actuel.

Les Lamnidés, dont les dents sont pleines, montrent la réduction graduelle des pointes latérales.

Chez *Otodus* Ag. la dent, très grande et large, a deux pointes latérales obtuses, qui se réduisent chez *Lamna* Cuv. à deux courts crochets, tandis que la pointe médiane s'allonge en forme

de poignard (fig. 405, *H*,*I*). *Oxyrhina* Ag. n'a plus qu'une large pointe triangulaire (*E*) qui s'effile chez *Sphenodus* Ag. en une lame aiguë. Les dents de *Carcharodon* Mül. et Hen. (*A*, *B*) et *Corax* Ag. sont de fortes lames triangulaires dont les bords sont hérissés de denticules comme une scie. On voit en même temps dans ce groupe la racine s'allonger et se diviser en deux lobes encore obtus chez *Carcharodon*, *Otodus*, *Corax*, mais profondément séparés chez *Lamna*.

Les CARCHARIDÉS (Crétacé) diffèrent des Lamnidés en ce que les dents sont creuses ; ils contiennent à la fois des formes où des pointes latérales se voient d'un côté de la grande pointe triangulaire (*Galeus* Cuv., *Galeocerdo* M. et H., fig. 405, *C*), et d'autres à une seule pointe (*Carcharias* Cuv., *Hemipristis* Ag.).

4e **groupe. Tectospondyles.** — Vertèbres très bien ossifiées, mais encore traversées par la corde dorsale. Ce groupe important, qui forme la transition entre les Squaloïdes et les Batoïdes, contient une seule famille (SQUATINIDÉS) représentée à l'état fossile en particulier par de magnifiques échantillons de *Squatina* Bell., des schistes lithographiques d'Eichstädt et de Cirin, où se voient tous les caractères du squelette. Le corps est aplati, large ; la nageoire pectorale très élargie et à peine séparée du thorax, mais les fentes branchiales s'ouvrent encore sur les côtés comme chez les Squales. Jæckel a fait récemment une observation intéressante, qui prouve bien à quel point le passage des Squaloïdes aux Batoïdes est graduel et s'opère par ce groupe des Squatinidés : tandis que la plupart des espèces de *Squatina* fossiles ont, comme les formes actuelles, des dents aiguës de Squales, d'autres, plus petites, ont au contraire des dents en pavé comme celles des Raies.

2e *Section*. — *Batoïdes*.

Nageoires pectorales en continuité avec la tête, qui n'est pas distincte extérieurement. Pas de nageoire anale. Corps aplati, présentant cinq fentes branchiales sur la face ventrale. Toute l'organisation des Batoïdes montre un progrès sur celle des Squaloïdes : les vertèbres sont *tectospondyles ;* la ceinture scapulaire forme un anneau complet, etc. Le groupe est d'ailleurs relativement récent, car les Rajidés proprement dits apparaissent dans le Lias.

On réunit conventionnellement aux Batoïdes deux familles paléozoïques qui ne sont connues que par leurs dents. Ces dents font à divers égards la transition entre celles des Squaloïdes et

celles des Batoïdes proprement dits. Les Psammodontidés du Carbonifère ont des dents aplaties, rectangulaires, à racine épaisse, à surface ponctuée ou finement réticulée (Ex. *Psammodus* Ag.).

La racine s'allonge beaucoup chez les Pétalodontidés, se sépare par un étranglement de la couronne, et peut même se subdiviser; la couronne est fortement bombée (Ex. *Petalodus* Ag., Carbonifère). Ces dents forment un pavage continu sur la mâchoire chez *Janassa* Münst. (Permien), qui est le type le mieux connu.



Fig. 407. — *Spathobatis bugesiacus* Thiol. (= *Rhinobatis mirabilis* Wagn.) Kimmeridgien de Cirin. Face ventrale : *ro*, rostre ; *cn*, capsules nasales ; *b*, bouche ; *br*, lames branchiales ; *c.th*, ceinture thoracique ; *p pt*, proptérygium ; *m.pt*, mésoptérygium ; *mt.pt*, métaptérygium ; *p*, nageoire pectorale ; *r*, rayons ; *bas*, bassin ; *v*, nageoire ventrale. Réd. 1/4. (Coll. pal. du Muséum. Figure communiquée par M. Gaudry.)

Les Batoïdes proprement dits ont des dents planes, polygonales, formant un carrelage continu.

Toutes les familles de Batoïdes connues à l'état fossile sont encore représentées à l'époque actuelle. Les Rhinobatidés, dont le corps très allongé rappelle encore la forme des Squales, se rencontrent dans le Jurassique. Les beaux échantillons de *Spathobathis bugesiacus* Thiol. du calcaire lithographique d'Eichstädt et de Cirin présentent une analogie frappante avec les *Squatina* du même terrain, ils en diffèrent par la fusion plus complète des nageoires avec la tête, qui se prolonge en avant par une pointe allongée (fig. 407).

Des fragments de *Pristis* Cuv. se rencontrent depuis le Crétacé supérieur.

Les Myliobatidés fossiles sont connus surtout par leurs dents aplaties formant pavage continu. *Myliobatis* Cuv. est très com-

mun depuis l'Éocène, et des genres voisins (*Apocopodon* Cope) se rencontrent depuis la Craie.

Les RAJIDÉS, avec leurs dents petites pourvues de racines aiguës, datent aussi du Crétacé supérieur.

Les formes les plus spécialisées du groupe (TRYGONIDÉS, TORPÉDINIDÉS), rares à l'état fossile, sont probablement Éocènes. Elles sont représentées principalement à Monte Bolca.

L'origine des Batoïdes est probablement polyphylétique. Tandis que la plupart des familles, comme les Rajidés et les Torpédinidés, dériveraient des Squales par *Squatina*, les Myliobatidés et les Trygonidés se rattacheraient à des formes fossiles (*Acrodus*, *Strophodus*), formant ainsi une branche collatérale du rameau principal (Jæckel).

3e SOUS-ORDRE. — HOLOCÉPHALES.

Squelette cartilagineux : corde dorsale persistante, entourée d'anneaux plus nombreux que les segments. Mâchoire supérieure immobile, le palato-carré étant soudé au crâne. Mâchoire inférieure articulée, pourvue de deux dents puissantes. Grand aiguillon en avant de la nageoire dorsale antérieure. Membres de Sélaciens.

Les CHIMÉRIDÉS sont connus à l'état fossile, surtout par leurs dents grandes, terminées par un bec recourbé, qu'on rencontre dès le Dévonien (*Rhynchodes* Newb., *Ptyctodus* Pand.), et qui sont surtout fréquentes dans le Jurassique (*Ganodus* Eg., *Metopacanthus* Zitt.). Mais un squelette entier d'*Ischyodus* Eg. a été trouvé à Solenhofen : on a même pu constater la forme des canaux muqueux.

Le genre *Chimæra* apparaît dans le Miocène.

3e Ordre. — GANOIDES (*TÉLÉOSTOMES*) (1).

Poissons cartilagineux ou osseux, à bouche terminale. Crâne cartilagineux partiellement ou complètement recouvert d'os dermiques. Corps protégé par des écailles ganoïdes ou des plaques osseuses. Branchies protégées par un opercule. Vessie natatoire toujours présentée ouverte dans le pharynx (*type physostome*).

L'ordre des Ganoïdes est un groupe synthétique ayant des relations avec les Chondroptérygiens, les Dipneustes et les Téléostéens, et dont les limites relatives à ces trois ordres peuvent difficilement être établies avec précision. Le groupe est donc polymorphe, mais des termes de transition relient les types les plus éloignés. On peut déterminer trois séries ou sous-ordres distincts :

1° Les Ganoïdes cuirassés ou *Proganoïdes*, dont le squelette

(1) Traquair, The ganoïd Fishes of the British Carboniferous formations. *Pal. Soc.* 1877.

cutané seul est ossifié, et qui présentent des caractères aberrants par rapport à tous les autres.

2° Les *Crossoptérygiens*, caractérisés par la disposition bisérielle des membres. Tous les termes de transition existent entre ce groupe et la classe des Dipneustes.

3° Tous les autres Ganoïdes (*Euganoïdes*), formant une série continue dont les premiers termes se relient aux Proganoïdes, aux Crossoptérygiens et aux Prosélaciens, tandis que les derniers conduisent graduellement aux Téléostéens, dont ils sont les formes ancestrales.

Nous avons vu qu'on assiste chez les Ganoïdes à l'ossification progressive du squelette cartilagineux. Ce processus est tellement graduel, qu'on ne peut maintenir l'ancienne division en Ganoïdes cartilagineux et Ganoïdes osseux, surtout lorsqu'on tient compte des groupes éteints. L'ossification commence toujours par les os de membrane qui se développent dans les téguments, et on peut dire, avec M. Gaudry, que les premiers Poissons osseux apparus avaient pour ainsi dire leur squelette osseux à l'extérieur.

On constate chez les Euganoïdes l'apparition de parties ossifiées nouvelles, comme les os maxillaires et dentaires développés respectivement sur le cartilage palato-ptérygoïde et le cartilage de Meckel. De même la ceinture claviculaire d'os dermiques apparaît au-dessus de la ceinture cartilagineuse scapulo-coracoïdienne qui existe seule dans les Chondroptérygiens.

1er SOUS-ORDRE. — PROGANOIDES (1).

Poissons paléozoïques de grande taille, où la tête tout au moins est protégée par un bouclier continu d'os dermiques. Le reste du corps est, en général, protégé aussi par des plaques osseuses plus petites. Le squelette interne n'a pas laissé de trace : il était probablement cartilagineux.

Les Ganoïdes cuirassés ont excité à un haut degré la curiosité des Paléontologistes et soulevé de vives discussions. On les a décrits d'abord comme des Crustacés ou des Tortues. Agassiz a reconnu leur qualité de Poissons; mais depuis, Cope a tenté de rapprocher certains d'entre eux (*Pterichthys*) de Tuniciers à enveloppe dure (*Chelyosoma*) et en fait sous le nom d'*Antiarcha* un ordre spécial des *Urochordata*. MM. Gaudry et W. Patten

(1) Traquair, *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.*, vol. 27, 30. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6) (2). — *Geol. Mag.* (3), v. 1888. — Newberry, *U. S. Geol. Surv. Monogr.* XVI, 1889. — Rohon, Ueber *Pterichthys. Verh. Russ. Kais. Min. Gesel. S. Petersburg.* T. 28, 1892.

ont été frappés de la ressemblance extérieure de leur bouclier céphalique avec celui des Crustacés Mérostomes, et ce dernier Zoologiste y trouve même un argument en faveur de la descendance des Vertébrés aux dépens des Arachnides (1). Mais la très grande majorité des Paléontologistes admettent leurs relations avec les Ganoïdes. Toutefois Huxley insiste sur l'analogie de leur carapace avec celle des Poissons siluroïdes. Enfin Newberry et Pander montrent qu'elle est par quelques points comparable à celle des Labyrinthodontes.

Le nombre de genres actuellement décrits dans chaque famille est assez grand ; mais les différences génériques ne tiennent qu'à des détails dans la disposition des plaques.

Les Ptéraspidés sont encore incomplètement connus. Le bouclier dorsal est formé de sept plaques dans *Pteraspis* Kner. (5 dans *Cyathaspis* Lank.). Le bouclier ventral est formé d'une seule pièce. Les yeux sont latéraux. Silurien, Dévonien.

Le bouclier céphalique des Céphalaspides (Silurien, Dévonien) est, au contraire, formé d'une seule vaste plaque voûtée, prolongée en arrière par de grandes cornes latérales ; le thorax et l'abdomen sont recouverts de plaquettes polygonales. Des nageoires pectorales se voient derrière le bouclier. *Cephalaspis* Ag. Dévonien (fig. 408).

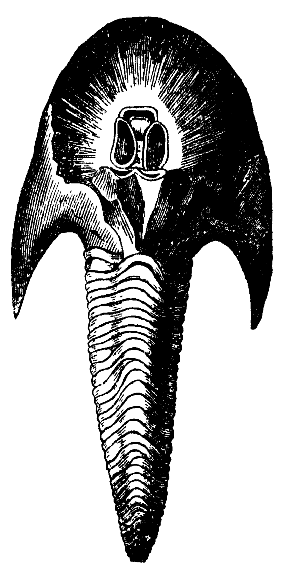


Fig. 408. — *Cephalaspis Lyelli* Ag. Dévonien d'Écosse. — Les nageoires thoraciques, dorsales, caudales, les plaques polygonales de la région thoracique, celles de la région caudale, ne sont pas représentées dans cette ancienne figure.

Les Placodermes ont la tête et la portion antérieure du thorax bien distinctes et recouvertes de grandes plaques ; le reste du corps est couvert de petites plaques qui s'étendent aussi sur les nageoires, formées de deux parties articulées derrière la tête. On a parfois retrouvé la mâchoire inférieure et des dents. Cette famille est représentée par de nombreux genres du Silurien au Permien, surtout dans le vieux grès rouge (Dévonien) d'Écosse et d'Amérique. Les plus importants sont *Pterichthys* et *Asterolepis* Eichw. Dévonien, fig. 394, A et B). *Homosteus* Asmuss. est une forme gigantesques

(1) Patten, On the origin of the Vertebrates from Arachnids. *Q. J. Micr. Sc.*, III, 31, 1890.

Coccosteus (1) forme souvent le type d'une famille distincte (fig. 409). Le bouclier céphalique est circulaire ; il est formé de pièces à contours sinueux, et creusé de sillons qu'on a long-

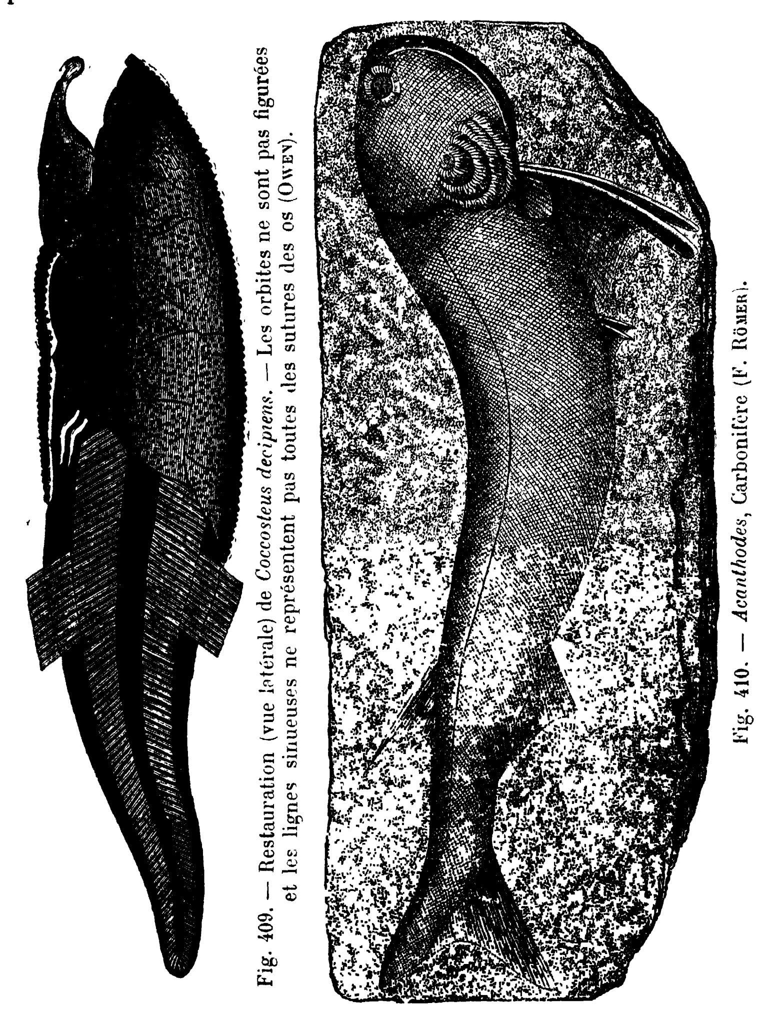


Fig. 409. — Restauration (vue latérale) de *Coccosteus decipiens*. — Les orbites ne sont pas figurées et les lignes sinueuses ne représentent pas toutes des sutures des os (Owen).

Fig. 410. — *Acanthodes*, Carbonifère (F. Römer).

temps pris pour des sutures de plaques. Le thorax, allongé, est couvert de plaques plus grandes que celles de la tête. L'abdomen et la queue sont nus. On connaît des traces de la colonne vertébrales (arcs supérieurs et inférieurs ossifiés). Les nageoires ont donné lieu à de nombreuses discussions : il y a probable-

(1) Traquair, *Geol. Mag.* T. 6. 1889. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1890.

ment une nageoire dorsale et une anale, mais pas de pectorales, sauf dans le genre *Brachydirus* Trausch.

Les Dinichthydés (1) sont tout à fait remarquables par leurs mâchoires portant une paire de dents crochues à leur extrémité, et hérissées de pointes sur le reste de leur surface. *Dinichthys* Newb. Dévonien d'Amérique.

2e SOUS-ORDRE. — ACANTHODOÏDES (2).

La famille des Acanthodidés constitue un type synthétique curieux. Elle a des rapports avec les Sélaciens par le squelette cartilagineux, la présence d'un grand aiguillon en avant de chaque nageoire, l'absence d'opercules. Les écailles, très petites et épaisses, font la transition entre les fortes granulations de certains Squales et les écailles ganoïdes proprement dites. D'autre part, les Acanthodidés ont une boîte crânienne volumineuse, ossifiée, que l'on a comparée à celle des Proganoïdes. Enfin la sclérotique est calcifiée et la queue fortement hétérocerque comme chez les Palæoniscidés. Dents petites ou rudimentaires. Nombreux genres du Dévonien au Permien.

Acanthodes Ag. 1 nageoire dorsale (fig. 410).

Diplacanthus Ag. 2 nageoires dorsales.

3e SOUS-ORDRE. — ACIPENSÉROÏDES.

Ganoïdes cartilagineux, à notochorde persistante. Nageoires paires unisérielles. Ceinture scapulaire présentant des os de membrane. Crâne cartilagineux souvent persistant, mais toujours recouvert par une carapace d'os dermiques. Opercule présent. Queue fortement hétérocerque.

En tête de ce sous-ordre se placent deux familles paléozoïques importantes, qui jouent un grand rôle surtout chez le Permien. Ce sont des Ganoïdes fortement hétérocerques (3), à écailles *ganoïes* (rhombiques et émaillées), qui dans la série progressive constituée surtout par la différenciation des os du crâne, font directement suite aux Acanthodidés, dont ils dérivent probablement. Mais l'ossification est plus prononcée : les arcs vertébraux sont ossifiés, mais non encore les côtes.

(1) Newberry, *U.S. G. Surv. Monogr.*, XVI. 1889.

(2) Reiss, Zur Kenntniss des Skelets der Acanthodinen. *Geogn. Jahresh. München*. 1890. D'après cet auteur, les Acanthodidés seraient de véritables Sélaciens.

(3) Ils constituent le sous-ordre des *Hétérocerques* de Zittel.

Les PALÆONISCIDÉS (1) ont le corps allongé (au moins deux fois aussi long que large) et la bouche très grande. Dans cette famille, *Chirolepis* Ag. (Dévonien) a des écailles petites et épaisses qui le rapprochent des Acanthodidés, dont le séparent l'absence de piquants et la structure du crâne. *Palæoniscus* Ag., très commun dans le Permien, a des écailles plus larges, sculptées (fig. 411).

Les PLATYSOMIDÉS (2) constituent une famille à peine spécialisée, différant de la précédente par la hauteur et l'aplatissement du corps, une à deux fois plus long que haut. Les écailles sont

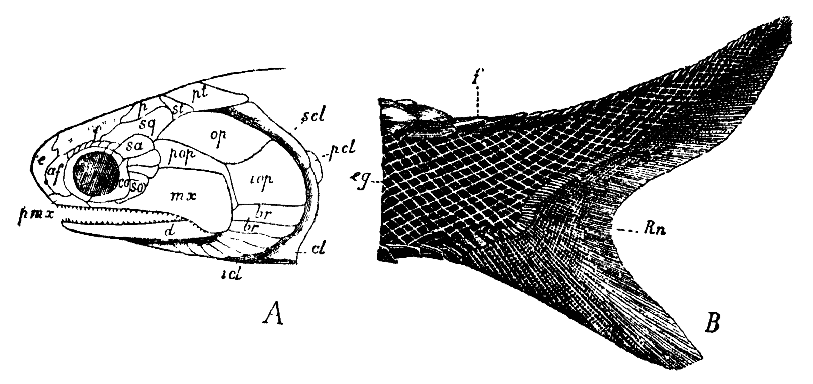


Fig. 411. — *Palæoniscus Freieslebeni* Ag. Permien. — A, tête; B, queue. — *e*, nasal ; *af*, prefrontal : *f*, frontal ; *pmx*, prémaxillaire ; *p*, pariétal ; *sq*, squamoral ; *sa*, *so*, suborbitaux ; *co*, anneau sclerotical ; *st*, supra-temporal ; *pt*, post-temporal ; *op*, operculaire ; *iop*, interoperculaire : *pop*, préoperculaire ; *mx*, maxillaire , *br*, branchiostèges ; *scl*, superclaviculaire : *pcl*, préclaviculaire ; *cl*, claviculaire, *icl*, infraclaviculaire ; *d*, dental. — *Rn*, rayons des nageoires ; *f*, fulcres (TRAQUAIR).

aussi plus hautes que larges, les nageoires impaires très longues, la bouche petite. *Eurynotus* Ag. (Carbonifère) fait la transition. *Platysomus* Ag. est commun dans le Carbonifère et le Permien.

A ces deux types normaux succède dans les temps secondaires la série des *Chondrostés* ou ACIPENSÉRIDÉS, qui comprend tous les Ganoïdes cartilagineux actuellement vivants. Il est évident, d'après les travaux de Traquair, que cette famille doit être considérée comme une branche régressive des formes précédentes. Les os dermiques d'une part ont persisté sur la tête, qui chez *Polyodon* Lac. (*Spatularia*) a presque la même constitution que chez les Palæoniscidés, abstraction faite de l'allongement

(1) Traquair, *Pal. Soc.* 1877. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4), vol. 15.
(2) Traquair, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4), vol. 19.

du museau qui caractérise ce genre. Les écailles ont disparu chez les Acipenséridés, dont le corps est protégé seulement par 5 rangs longitudinaux de scutes osseuses. Or un genre de l'Éocène du Wyoming, *Crossopholis* Cope, a des écailles latérales rudimentaires et fait nettement la transition. Les Palæoniscidés ont d'ailleurs des *fulcres* à la base des nageoires comme les Acipenséridés. Les Acipenséridés ne sont pas communs à l'état fossile. Le plus ancien connu (1) est *Chondrosteus* Eg. du Lias d'Angleterre, dont le corps presque nu ressemble à celui de

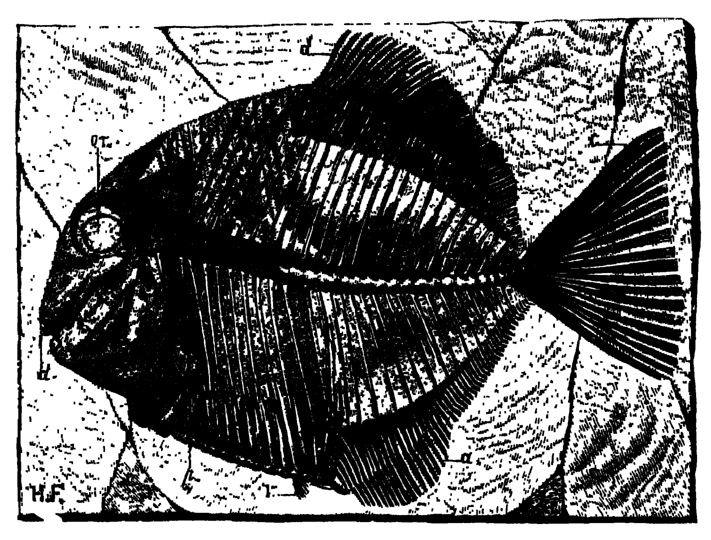


Fig. 412. — *Pycnodus* (*Palæobalistum*) *Ponsorti* (3/4). — *d*, dents; *or*, orbite; *d*, nageoire dorsale; *p*, pectorale; *v*, ventrale; *a*, anale; *c*, caudale. Calcaire pisolithique, Mont-Aimé. Coll. pal du Muséum. Figure communiquée par M. Gaudry.

Polyodon, mais qui est dépourvu de dents comme *Acipenser*. Woodward le considère comme un descendant direct des Palæoniscidés. Les Acipenséridés proprement dits sont représentés par des scutes dans la craie d'Angleterre et l'argile de Londres.

Une dernière famille qui dérive des Palæoniscidés est celle des Pycnodontidés, remarquables par la forme bizarre de leurs dents, qui sont convexes, en forme de champignons, sur plusieurs rangs à la mâchoire inférieure. Le corps très élevé, très comprimé, rappelle tout à fait celui des Platysomidés; la

(1) *Macropetalichthys* du Dévonien nous paraît douteux comme Acipenséridé.

structure de la tête est la même, et les écailles ont chacune un bourrelet antérieur déjà indiqué par une crête chez les Platysomidés. Mais l'opercule est réduit à un seul os, le processus d'ossification est plus avancé, il n'y a pas d'infraclaviculaire ni de fulcres. La queue est extérieurement homocerque.

Microdon Ag. (Jurassique-Crétacé) est curieux par sa forme presque circulaire, abstraction faite de la queue. *Pycnodus* Ag. est commun dans l'Éocène (fig. 412).

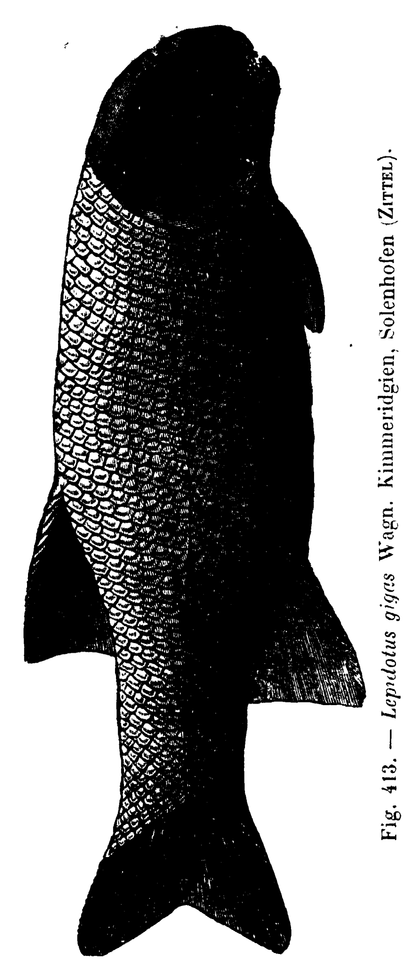


Fig. 413. — *Lepidotus gigas* Wagn. Kimmeridgien, Solenhofen (Zittel).

4e SOUS-ORDRE. — LÉPIDOSTÉOÏDES

Les Lépidostéoïdes commencent la série des Ganoïdes osseux à corps allongé, à queue demi-hétérocerque couverte d'écailles ganoïdes, et à squelette fortement ossifié. L'ossification atteint des degrés variables suivant les types, mais elle a toujours envahi partiellement les corps vertébraux. Dans ce groupe le plan général du squelette crânien est définitivement fixé; ainsi il y a quatre pièces osseuses à l'opercule. L'hétérocerquie tend à diminuer progressivement tout en restant toujours sensible.

Ce groupe dérive probablement des Palæoniscidés : *Acentrophorus* Traq. du Permien est un terme de passage. Il apparaît dans le Permien, se développe dans le Secondaire et persiste en Amérique dans le Tertiaire et à l'époque actuelle. Les dents présentent des variations étendues qui délimitent les familles.

Les Stylodontidés ont les dents externes très aiguës, en forme de poinçons; toutes les nageoires sont pourvues de fulcres (Per-

mien-Secondaire). *Dapedius* de la Bêche est un Poisson de grande taille très commun dans le Lias.

Les Sphærodontidés ne diffèrent des précédents que par les dents hémisphériques. *Lepidotus* Ag. est un des Poissons les plus volumineux et les plus abondants du Trias au Crétacé (fig. 413).

Les dents des Saurodontidés sont coniques ; les fulcres peu développés. L'hétérocerquie est à peine visible chez *Rhabdophorus* Ag., commun dans les schistes lithographiques de Bavière.

Les Rhynchodontidés (Lias-Crétacé) se reconnaissent facilement à leur long prolongement nasal aigu. Les dents sont coniques ; les fulcres rudimentaires et la queue presque homocerque. Il est manifeste que nous nous rapprochons des Téléostéens. *Belonostomus* Ag. Lias-Crétacé.

Dans la famille des Lépidosteidés, le genre *Clastes* Cope précède dans l'Oligocène d'Amérique les *Lepidosteus* actuels (Éoc. de Reims), là les vertèbres sont complètement ossifiées.

5e SOUS-ORDRE. — AMIOÏDES.

Les caractères transitionnels des Amioïdes sont si évidents que divers auteurs, comme Döderlein, les réunissent avec les Téléostéens inférieurs dans un même groupe des Physostomes. L'ossification du squelette est très avancée, les écailles ont une tendance à devenir cycloïdes et à s'imbriquer ; les évents ont disparu. Tous ces caractères rapprochent manifestement les Amioïdes des Téléostéens. Mais des caractères de Ganoïdes subsistent encore : ainsi les arcs vertébraux ne sont pas soudés aux corps ; dans la portion caudale du corps l'ossification n'est pas très avancée, et la queue reste un peu hétérocerque à l'intérieur.

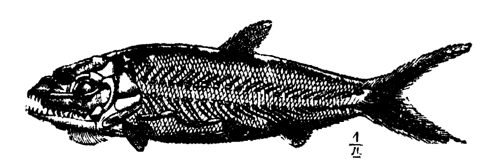


Fig. 414. — *Caturus elongatus* Ag. Kimmeridgien, Cirin.

Les Pachychormidés mènent des Lépidostéidés aux Amiidés. Il y a encore des fulcres, la queue est profondément bifide et les arcs vertébraux s'ossifient par des anneaux en pièces.

Pachycormus Ag. Lias-Oxfordien.

Caturus Ag., très commun dans le Jurassique, a les écailles presque cycloïdes (fig. 414).

Chez les AMIIDÉS l'ossification de la colonne vertébrale est presque achevée : la région caudale seule conserve des vertèbres qui ne sont pas d'une seule pièce. La queue, nettement hétérocerque à l'intérieur, a un contour arrondi, non lobé.

Megalurus Ag. du Jurassique a encore des fulcres, qui disparaissent chez *Lophiurus* Ag. du même terrain et dans les formes plus récentes, telles qu'*Amia* L. (Oligocène-Actuel), qui sont le dernier terme de la série qui mène aux Téléostéens.

6e SOUS-ORDRE. — CROSSOPTÉRYGIENS.

Nous devons revenir en arrière et examiner des Ganoïdes cartilagineux appartenant à un groupe très inférieur, qui vont constituer les premiers termes d'une autre série plus intéressante encore que la précédente, car elle conduit aux Vertébrés aériens.

Les *Crossoptérygiens* sont caractérisés par leurs nageoires paires qui présentent toujours la disposition bisérielle. Ce fait n'avait été réalisé jusqu'ici que pour la nageoire antérieure des Pleuracanthidés. Les autres caractères du squelette permettent aussi de rattacher directement ces Ganoïdes à ce type primitif de Chondroptérygiens. Cependant il ne faut pas passer sous silence le fait que les Pleuracanthidés ne sont connus que dans le Permo-Carbonifère, tandis que les Crossoptérygiens sont déjà communs dans le Dévonien. Les Crossoptérygiens forment une série progressive dans laquelle les formes les plus simples sont précisément les plus anciennes.

La famille des HOLOPTYCHIIDÉS montre toutes les transitions entre la queue diphycerque et la queue hétérocerque : le processus se produit par réduction des rayons de nageoire à la partie supérieure de la colonne vertébrale et développement plus grand du côté opposé. Dents coniques, présentant souvent en section des replis labyrinthiformes de dentine. 2 nageoires dorsales. Écailles cycloïdes, sculptées.

Dendrodus Owen, *Holoptychius* Ag. (fig. 415), Dévonien.

Chez les RHIZODONTIDÉS (*Rhizodus* Owen ; *Rhizodopsis* Huxley), l'ossification commence à apparaître autour de la colonne vertébrale, mais la queue est encore presque exactement diphycerque.

Les CŒLACANTHIDÉS forment une famille aberrante, qui pré-

sente de nombreux genres du Carbonifère au Crétacé supérieur, et alliée aux formes les plus inférieures des Crossoptérygiens. La colonne vertébrale n'est pas ossifiée. La queue diphycerque est extraordinairement large, et les membres ont un axe court et obtus portant de longs rayons. Écailles cycloïdes. La vessie na-

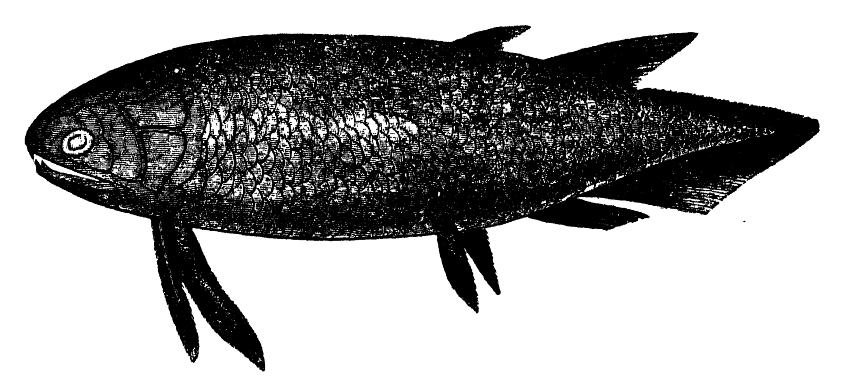


Fig. 415. — *Holoptychius nobilissimus* Ag. Dévonien. Écosse (Huxley).

tatoire est ossifiée et s'ouvre dans le pharynx. Ce caractère établit une relation entre ce groupe et les Dipneustes dont il semble d'ailleurs peu éloigné (Reiss). — *Cœlacanthus* Ag. (Carbonifère-

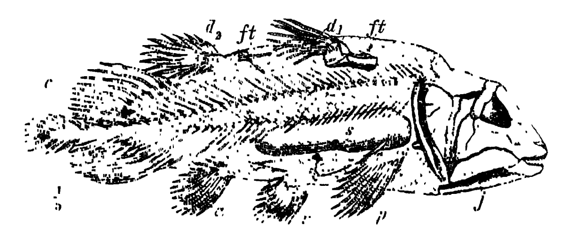


Fig. 416. — *Undina penicillata* Munst. Kimmeridgien, Eichstädt. — *a*, nageoire anale; *c*, nageoire caudale; d_1, d_2. nageoires dorsales; *ft*, porte-nageoires; *j*, plaques jugulaires; *p*, nageoire pectorale; *s*, vessie natatoire; *v*, nageoire ventrale (Zittel).

Trias supérieur), *Undina* Münst. Kimmeridgien de Bavière (fig. 416).

Les Ostéolépididés (*Rhombodipterini*) se distinguent facilement des précédents par leur forme très allongée, leurs écailles grandes, rhombiques. La colonne vertébrale commence à s'ossifier. La queue est nettement diphycerque (*Osteolepis* Val.) ou bien très hétérocerque (*Thursius* Ag Dévonien).

Polypterus G. St-H., genre unique des Polyptéridés, est le seul

représentant vivant des Crossoptérygiens. Inconnu à l'état fossile, il diffère de tous les Poissons connus par le fait que la nageoire dorsale est divisée en un grand nombre de segments. Queue diphycerque. Écailles rhombiques, colonne vertébrale ossifiée. Ce genre, qui présente un singulier mélange de caractères primitifs et d'élévation organique, ne se laisse rattacher directement à aucune des familles précédentes.

4e Ordre. — DIPNEUSTES.

Poissons très incomplètement ossifiés, à nagoires bisérielles, respirant par des branchies et un poumon. Dents larges, très peu nombreuses.

Les Dipneustes présentent cet intérêt considérable, d'être directement intermédiaires entre les Poissons les plus primitifs et les Vertébrés aériens. L'anatomie des trois genres vivants montre nettement par quel mécanisme a pu se faire le passage de la vie aquatique à la vie aérienne. La Paléontologie confirme pleinement ces résultats. Les formes éteintes de Dipneustes, qui sont d'ailleurs très anciennes, sont si étroitement alliées aux Ganoïdes Crossoptérygiens, que la distinction est des plus difficiles; elle est fondée principalement sur la dentition. D'autre part les Amphibiens paléozoïques, très inférieurs en organisation aux formes actuelles, ont un squelette encore assez voisin de celui des Dipneustes.

Les Dipneustes sont, au point de vue de l'ossification du squelette, à peu près au même degré que les Crossoptérygiens. Le crâne cartilagineux persiste plus ou moins complètement, mais les os de recouvrement sont bien développés. La mâchoire inférieure, où sont développés deux os (splénial et articulaire), s'articule directement avec le crâne, sans suspenseur, comme chez les Chiméroïdes. La colonne vertébrale ne présente de traces d'ossification que dans les arcs neuraux. Écailles cycloïdes ou ganoïdes.

La queue diphycerque, les membres pairs monobasaux donnent aux Dipneustes le même aspect qu'aux Crossoptérygiens.

La différence est fondée, en ce qui concerne les fossiles, sur la dentition, qui chez les Dipneustes rappelle celle des Chiméroïdes. Chaque mâchoire porte une seule paire de dents volumineuses, lobées; d'autres dents plus petites se trouvent sur le vomer.

Le groupe le plus primitif est celui des PHANÉROPLEURIDÉS (1)

(1) Reiss, *Palæontogr.*, t. XXXV, 1888.

(Dévonien-Permien). Poissons diphycerques à longues nageoires, à ossification très peu avancée. Les écailles à structure ganoïde les rapprochent des Crossoptérygiens, et il y a des pla-

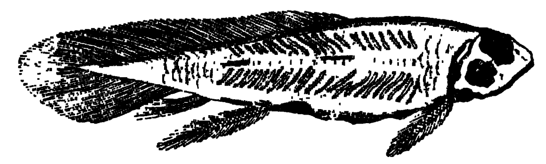


Fig. 417. — *Phaneropleuron Andersoni* Huxl. Dévonien d'Écosse (*Nicholson*).

ques jugulaires. *Phaneropleuron* Huxley (Dévonien, Carbonifère, fig. 417).

Les Diptéridés, qui sont du même âge, ont l'ossification du

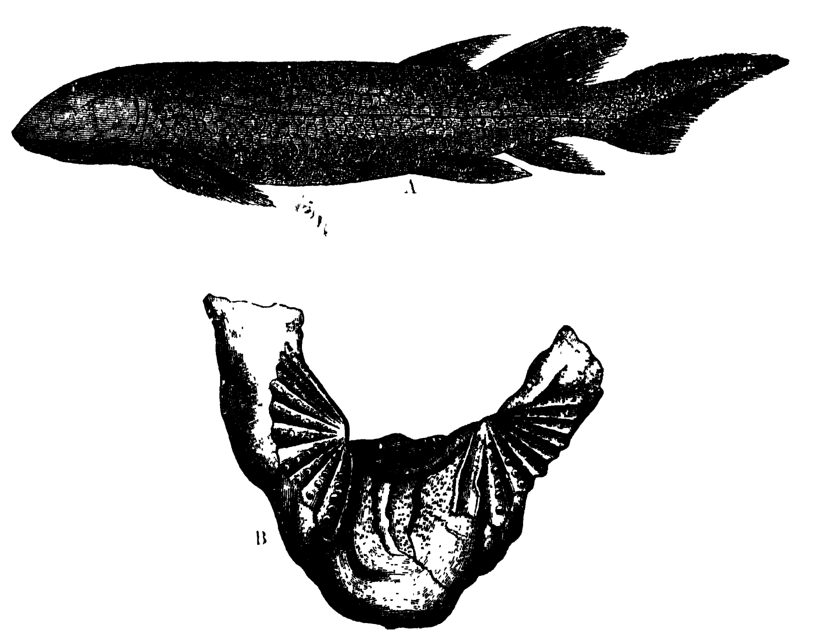


Fig. 418. — *Dipterus Valenciennesi* Ag. Dévonien d'Écosse. — A, animal entier; B, mâchoire inférieure et plaques dentaires (Traquair).

crâne, des rayons de nageoire et des côtes plus avancée ; la queue est hétérocerque. Ce groupe est le plus spécialisé de la classe des Dipneustes, les dents elles-mêmes sont ornées de collines hérissées de denticules. Écailles cycloïdes. *Dipterus* Sedg. et M. Dévonien (fig. 418), *Ctenodus* Ag., Carbonifère.

Les Cératodidés se réduisent au genre important *Ceratodus* Ag. (fig. 419), qui était connu à l'état fossile longtemps avant d'avoir été découvert vivant dans les rivières d'Australie. Les dents de *Ceratodus* sont connues depuis le Trias. L'ossification du crâne peu avancée, les nageoires impaires continues, entourant la

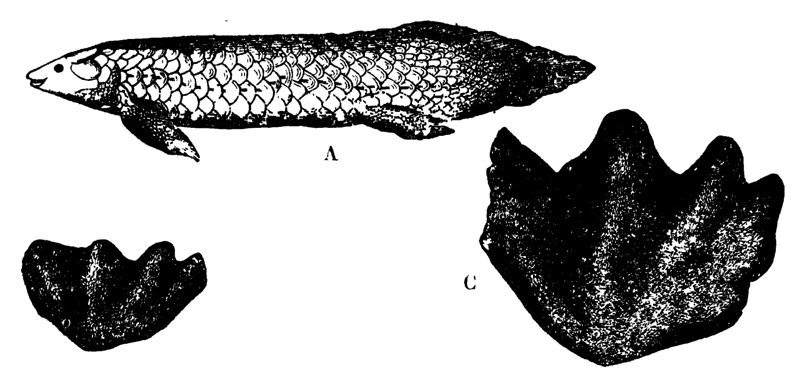


Fig. 419. — A, B, *Ceratodus Forsteri* Krefft. Actuel. Australie, animal entier et dents ; C, dent de *Cratodus* Trias.

queue diphycerque, montrent l'infériorité organique de ce type. Écailles cycloïdes.

Enfin les Lépidosirénidés comprennent les genres *Lepidosiren* et *Propterus*, inconnus à l'état fossile, et qui diffèrent de *Ceratodus* surtout par la forme très étroite des nageoires paires.

5e Ordre. — TÉLÉOSTÉENS.

Poissons osseux, pourvus d'écailles cycloïdes ou cténoïdes, parfois de plaques osseuses. Queue extérieurement homocerque. Pas de fulcres.

Les Téléostéens sont les plus spécialisés des Poissons, et chez eux le type que nous avons vu s'indiquer progressivement dans la série des Ganoïdes se fixe définitivement. Le groupe est remarquablement homogène par ses caractères essentiels, mais présente une extraordinaire variété dans les détails, par suite d'adaptations secondaires qui modifient surtout la forme du corps. Les Téléostéens sont par suite de beaucoup les Poissons les plus nombreux à l'époque actuelle, et l'on voit les familles existantes apparaître successivement depuis le Trias : la faune ichthyologique n'a guère varié depuis le Tertiaire, et un petit nombre seulement de formes sont éteintes ou bien apparues récemment.

Les Téléostéens se relient insensiblement aux Ganoïdes. Nous avons vu les caractères distinctifs de cet ordre s'atténuer graduellement chez les Ganoïdes osseux ; de même nous allons voir quelques-uns de ces caractères persister encore chez les Téléostéens les plus anciennement apparus, de sorte que l'on a pu réunir toutes ces formes transitionnelles dans un ordre intermédiaire, celui des *Physostomes*, caractérisé principalement par l'ouverture de la vessie natatoire dans la cavité pharyngienne. Les raisons qui nous font maintenir la division classique entre les Ganoïdes et les Téléostéens sont tirées de la structure des écailles, de l'absence de valvule spirale à l'intestin et de cône artériel chez ces derniers. Ces caractères anatomiques sont naturellement inapplicables en paléontologie.

1er SOUS-ORDRE. — PHYSOSTOMES (*MALACOPTÉRYGIENS ABDOMINAUX ET APODES*).

Vessie natatoire s'ouvrant par un canal dans le pharynx. Rayons des nageoires articulés. Nageoires abdominales situées en arrière ou nulles.

Les Physostomes apparaissent dans le Trias par une famille intéressante, celle des Hoplopleuridés, qui conserve encore beaucoup de caractères de Ganoïdes : ils ont plusieurs rangées de plaques osseuses thoraciques qui rappellent les fulcres; la colonne vertébrale n'est pas toujours complètement ossifiée (*Belonorhynchus*, Trias supérieur des Alpes). Mais la queue est homocerque et à deux lobes aigus.

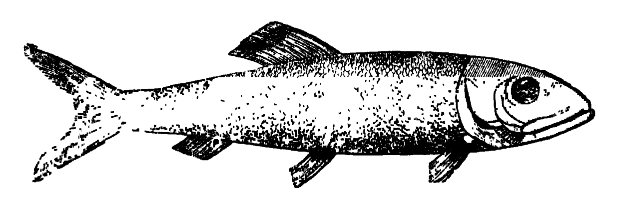


Fig. 420. — *Leptolepis*. Kimmeridgien, Solenhofen.

Le type Téléostéen s'accentue chez les autres Physostomes (Clypéoïdes), où la colonne vertébrale est complètement ossifiée et les arcs vertébraux soudés au corps; il n'y a pas de plaques thoraciques. Les Clupéidés datent du Trias. Les genres les plus communs sont *Leptolepis* Ag. (fig. 420) et *Thrissops* Ag. du Ju-

rassique. *Clupea* Cuv. apparaît dans le Néocomien. Les SALMONIDÉS datent du Crétacé, les ÉSOCIDÉS du Miocène.

Les SILURIDÉS ont conservé un certain nombre de caractères archaïques, comme l'absence d'os subopercuaire, la présence de plaques osseuses et d'un aiguillon en avant de chaque nageoire pectorale. Ils datent peut-être de l'époque secondaire, mais sont connus avec certitude depuis l'Éocène. Les CYPRINIDÉS sont abondants depuis l'Oligocène; les Physostomes Apodes (MURÉNIDÉS, ANGUILLIDÉS), depuis l'Éocène.

2e SOUS-ORDRE. — PHYSOCLYSTES.

Vessie natatoire close. Écailles cycloïdes ou cténoïdes. Colonne vertébrale complètement ossifiée.

Les Physoclystes à écailles cycloïdes se distinguent des Physostomes en ce que les nageoires abdominales sont reportées très en avant. Ce sont les *Malacoptérygiens thoraciques* de Cuvier.

Les ***Lophobranches***, assez rares à l'état fossile, datent de l'Éocène. Les ***Plectognathes*** (*Diodon*, *Ostracion*) sont communs dans l'Éocène de Monte Bolca.

Les ***Anacanthiniens***, à nageoires formées de segments articulés, sont représentés depuis l'Éocène par des formes éteintes ou vivantes de GADIDÉS et de PLEURONECTIDÉS.

Les ***Acanthoptérygiens***, caractérisés par les rayons de nageoire rigides et d'une seule pièce, sont connus dès le Crétacé. De cette époque datent de nombreuses familles (PHARYNGOGNATHES, BERYCIDÉS, SPARIDÉS, XIPHIDÉS, GOBIIDÉS, CATAPHRACTES, etc. Les autres familles datent de l'Eocène. Parmi les formes éteintes, nous signalerons d'abord les PALÆORHYNCHIDÉS, Poissons très allongés, à long bec, dont la nageoire dorsale s'étend tout le long du dos, la nageoire anale allant de l'anus jusqu'à la queue. (*Palæorhynchus*, Oligocène). Les AULOSTOMES encore actuellement vivants, sont représentés depuis l'Éocène par le curieux genre *Amphisyle* Kl., dont le dos est recouvert d'une carapace qui s'étend au delà de la colonne vertébrale.

§ 4. — **Répartition et phylogénie des Poissons.**

Aucune trace de Poissons n'a été découverte jusqu'ici dans le *Cambrien*. Dans l'*Ordovicien* l'on a trouvé à côté des Conodontes qui ont été considérés longtemps comme des dents de Poissons et qui sont décidément des armatures buccales d'Annélides, de véritables dents de Poissons, caractérisées par leur structure

(Rohon). Dans l'Ordovicien du Colorado se rencontrent même de très nombreuses plaques osseuses et des fragments de gaine calcifiée de notocorde, que Walcott considère comme appartenant aux ancêtres des Placodermes (1). Dans le *Silurien supérieur* les restes de Poissons deviennent abondants, particulièrement à Ludlow, en Galicie, dans les provinces baltiques et en Pensylvanie. Ce sont d'abord des dents et des piquants, ayant appartenu soit à des Ganoïdes primitifs, soit à des Chondroptérygiens dont on retrouve parfois l'empreinte de la peau chagrinée. En même temps apparaissent les Poissons cuirassés (Ptéraspidés et Céphalaspidés). Dans toutes ces formes le squelette interne est complètement cartilagineux et n'a laissé aucune trace. La Paléontologie, comme on doit s'y attendre, ne nous apprend donc pas grand'chose sur la filiation des formes primitives de Poissons.

L'époque *dévonienne* est le règne des Ganoïdes. Le vieux grès rouge d'Écosse, de Russie et du Canada en renferme de très grandes quantites qu'on trouve dans des rognons durs et bitumeux. Ils appartiennent aux trois familles de Proganoïdes (cuirassés), qui s'éteignent d'ailleurs après cette période, et aussi aux groupes à écailles qui ne semblent pas directement alliés aux précédents. Ainsi les Acanthodidés, avec leur queue fortement hétérocerque et leurs écailles très petites, forment le groupe inférieur des Euganoïdes et semblent dériver directement des Sélaciens; les Crossoptérygiens, caractérisés par leurs nageoires bisérielles, débutent par des formes diphycerques, continuent par des formes hétérocerques et ont déjà donné naissance au groupe encore peu spécialisé des Dipneustes. Déjà dans quelques familles de ces Ganoïdes, l'ossification du crâne commence à être réalisée, mais il n'en est pas de même de celle de la colonne vertébrale. Les Sélaciens continuent à être représentés par des dents et des piquants.

Le type le plus intéressant de la faune ichthyologique du *Carbonifère* est celui des *Pleuracanthidés*, qui persiste aussi dans le Permien. Nous avons vu que les caractères de simplicité du squelette font considérer ce groupe comme le plus inférieur des Poissons après la classe des Cyclostomes. On pourrait donc s'étonner de ne le rencontrer que dans le Houiller, si l'on ne songeait aux circonstances spéciales qui sont nécessaires pour déterminer la fossilisation complète du squelette. Les formations cartilagineuses, en effet, ne laissent guère d'empreintes,

(1) Walcott. *Neues Jarhb. Min. Geol.* 1891.

au moins dans les terrains primaires, que quand elles sont calcifiées. Il est probable dès lors que les Prosélaciens ont dû exister bien avant le Houiller et beaucoup des épines et des dents déterminées comme appartenant à des Sélaciens doivent avoir appartenu à des types analogues aux Prosélaciens que nous connaissons. Nous nous sommes rangés ici à l'opinion des Paléontologistes qui considèrent les Pleuracanthidés comme les descendants peu ou point modifiés des formes ancestrales communes aux Sélaciens et aux Ganoïdes (abstraction faite des Proganoïdes dont l'origine est inconnue).

Les Sélaciens deviennent très nombreux dans le Carbonifère et caractérisent les dépôts franchement marins. Aux Squalidés préexistants s'ajoutent des formes spéciales, encore mal connues (Cochliodontidés, etc.) avec d'autres qui ont persisté (Cestraciontidés). Les Ganoïdes sont au contraire fréquents, surtout dans les dépôts d'eau douce et saumâtre. A côté des types anciens (Acanthodidés) on trouve des formes plus élevées (Palæoniscidés et leurs dérivés), où se précise le plan général du squelette crânien, et où l'ossification s'accentue. Les Crossoptérygiens et les Dipneustes deviennent plus abondants que dans le Dévonien.

La faune du *Permien* est caractérisée par l'extinction de formes nombreuses : Pleuracanthidés, Acanthodidés, Rhombodiptéridés, Pétalodontidés. Les Crossoptérygiens, les Dipneustes et les Sélaciens sont rares. Mais ce fait peut être lié simplement à une question de facies. La très grande majorité des Poissons connus dans le Permien appartient aux Acipenseroïdes (Hétérocerques).

Le *Trias* fournit une faune de transition intéressante. Quelques formes permo-carbonifères subsistent encore (Cœlacanthidés, Hétérocerques). Mais la prédominance appartient aux Lépidostéoïdes et aux Amioïdes qui en dérivent, et où l'ossification continue à faire des progrès tandis que l'hétérocerquie diminue et s'efface. On rencontre pour la première fois des Téléostéens, appartenant aux formes les plus inférieures (Hoplopleuridés et Clupéidés). Ces Physostomes, où l'ossification n'est pas encore tout à fait achevée, sont encore très voisins des Ganoïdes osseux, et leur filiation n'est pas douteuse. Les Sélaciens, les Dipneustes, les Cœlacanthidés, sont de leur côté très abondants dans le Trias.

L'époque *Jurassique* ne montre pas un renouvellement de faune bien important. Cependant des types nouveaux de Sélaciens (Spinacidés, Rajidés) apparaissent dans le Lias. Le Calcaire lithographique de Bavière et de Cirin, particulièrement favorable

à la conservation des Poissons, n'a pas fourni de nouveau type important.

Les Ganoïdes osseux et les Physostomes occupent la première place. Il en est de même dans le *Crétacé inférieur*.

Le *Crétacé supérieur* est marqué par l'apparition des Physoclystes, qui deviennent pendant le Tertiaire les plus nombreux des Poissons. La faune des Téléostéens n'a été modifiée depuis le Crétacé que par l'apparition successive des types de plus en plus spécialisés dans le Tertiaire, mais déjà dans l'Éocène elle est presque semblable à ce qu'elle est restée de nos jours. La persistance d'un très grand nombre de types de Poissons depuis leur apparition jusqu'à l'époque actuelle est un phénomène digne de remarque, surtout quand on le compare à la réduction qu'ont subie les Reptiles et les Amphibiens. Cependant il est manifeste que les Ganoïdes sont actuellement en pleine décadence et sur le point de disparaître, remplacés dans les eaux douces, marines et saumâtres par les Téléostéens auxquels ils ont donné naissance. Parmi les localités du Tertiaire les plus riches en Poissons, il faut citer en première ligne Monte Bolca (Éocène), qui a fourni 170 espèces, Glaris et Aix (Oligocène) et Licata en Sicile (Miocène supérieur).

Embranchement IX VERTÉBRÉS.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Éocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. I POISSONS																
O. I. CYCLOSTOMES																
O. II. CHONDROPTERYGIENS																
S.-O. I. Prosélaciens																
S. O. II Sélaciens																
Sect. I Squaloïdes	??															
Sect. II. Batoïdes																
O. III. GANOÏDES																
S.-O. I. Proganoïdes																
S.-O. II. Acanthodoïdes																
S.-O. III. Acipenseroïdes																
S.-O. IV. Lépidosteoïdes																
S.-O. V. Amioïdes																
S.-O. VI. Crossoptérygiens																
O. IV. DIPNEUSTES																
O. V. TÉLÉOSTEENS																
S.-O. I. Physostomes																
S.-O. II Physoclystes																

2e Classe. — BATRACIENS.

Vertébrés pourvus de quatre pattes (pouvant manquer), respirant l'air en nature au moyen d'un poumon, dans l'âge adulte, mais pourvus de branchies dans le jeune âge. Peau généralement nue, recouverte d'écailles seulement chez quelques fossiles anciens. Deux condyles occipitaux. Pas d'amnios ni d'allantoïde.

Les Batraciens sont dans la nature actuelle très nettement distingués des Poissons et des Reptiles par l'ensemble de leur organisation. Mais les Batraciens actuels ne représentent guère plus de la moitié des formes qui ont existé, et les types paléozoïques, appartenant tous à l'ordre éteint des Stégocéphales, viennent nettement combler les lacunes et rétablir la continuité de la chaîne. Dans cet ordre, on peut retrouver d'abord des formes très inférieures ayant gardé beaucoup de caractères des Poissons, et en particulier des Ganoïdes Crossoptérygiens et des Dipneustes; puis des formes encore voisines, mais plus élevées en organisation qui donnent naissance à trois branches : l'une indique déjà des caractères reptiliens et se relie aux groupes inférieurs des Reptiles, et en particulier à celui des Théromorphes; la seconde, par réduction des os du crâne, donne naissance à la série des Batraciens proprement dits, vivant encore actuellement; la troisième enfin ne subit pas une évolution bien compliquée et s'éteint après le Trias : c'est la série des Labyrinthodontes. Si l'on tient compte de ce groupe très étendu des Stégocéphales, les limites de la classe des Batraciens sont donc très reculées. Nous verrons plus loin quelles sont les différences qui subsistent avec la classe des Reptiles. Les différences avec les Poissons restent nettement indiquées par l'absence de membres impairs, et la conformation des membres pairs, construits sur le type général des Quadrupèdes, par l'absence de branchies à l'état adulte. Le crâne et la colonne vertébrale, au contraire, sont voisins de ceux des Poissons dans les formes inférieures.

§ 1. — Morphologie du squelette.

Colonne vertébrale. — La colonne vertébrale est encore très imparfaitement ossifiée chez les Batraciens les moins élevés, et l'on peut suivre graduellement sur les formes fossiles le processus par lequel on arrive au type réalisé chez les formes actuelles. Les Batraciens forment à cet égard une série parallèle aux

Poissons, et le procédé de perfectionnement est tout à fait semblable.

Les divers stades qui restent permanents dans les divers groupes de Stégocéphales (paléozoïques) reproduisent exactement ceux par lesquels passent les embryons de Salamandres ou de Grenouilles pour arriver à leur développement complet.

Chez les Dipneustes on se souvient que les corps vertébraux restaient cartilagineux, les neurapophyses et les côtes seules étant ossifiées.

Branchiosaurus, le plus inférieur des Stégocéphales, montre le stade immédiatement ultérieur : un très faible anneau osseux entoure la notochorde, qui reste continue et sans rétrécissement (fig. 421, A).

Les arcs supérieurs, bien ossifiés, portent, outre l'apophyse épineuse, des prolongements latéraux (zygapophyses). Un stade un peu plus élevé se ren-

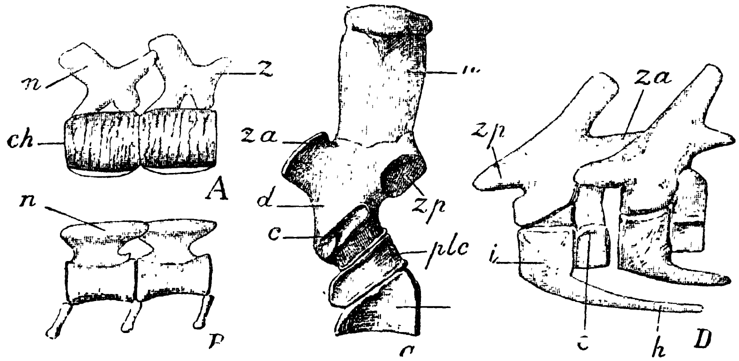


Fig. 421. — Vertèbres des Batraciens Stégocéphales. -- A, B, type *lépospondyle*. — A, vertèbre dorsale de *Branchiosaurus* (Credner). — B, vertèbres caudales de *Hylonomus Fritschi* (Credner). — C, type *temnospondyle rachitome : Euchirosaurus Rochei*, vertèbre vue de profil (Gaudry). — D, type *temnospondyle embolomère : Diplovertebron punctatum* (Fritsch). — *c*, centrum : *ch*, notochorde ; *i*, intercentrum ; *pl*, pleurocentrum ; *n*, neurépine ; *h*, arc inférieur ou hémal ; *co*, facette d'articulation pour les côtes ; *z*, zygapophyse.

contre chez d'autres Stégocéphales (*Hylonomus*, *Limnerpeton*, etc., fig. 421, B), où la corde se rétrécit un peu à l'intérieur de chaque vertèbre, dont la gaine ossifiée devient plus épaisse. On voit le processus s'accentuer chez *Keraterpeton* et *Urocordylus*, si bien que la corde disparaît au centre de la vertèbre chez *Ophiderpeton*, et l'on est en présence du corps vertébral *amphicœlique*.

Tout le groupe qui précède, où l'ossification se fait d'une seule pièce, par processus centripète, porte le nom de ***Lépospondyles*** : il rappelle les *Cyclospondyles* parmi les Sélaciens.

Les ***Temnospondyles*** se comportent tout autrement : le corps vertébral se compose de plusieurs pièces distinctes. Il peut se présenter deux cas que nous retrouverons chez les Reptiles :

1° Les vertèbres *embolomères* se rencontrent dans la portion caudale de quelques types (*Diplovertebron*, *Cricotus*, fig. 421, D). Le corps vertébral se compose de deux pièces : un *centrum* portant les arcs supérieurs, et un *intercentrum* portant les arcs inférieurs ;

2° Les vertèbres *rachitomes* sont plus répandues (*Archegosaurus*, *Euchirosaurus*, fig. 421, C). On distingue : 1° un *intercentrum* ou *hypocentrum* infé-

rieur; 2° une paire de pièces latérales (*pleurocentrum*); 3° un arc neural. On voit que dans ce cas l'arc neural s'appuie sur l'ensemble des deux *pleurocentra* dont l'ensemble correspond par suite au centrum des autres types.

Des faits analogues ont été signalés chez les Ganoïdes, où existent des corps vertébraux formés de deux pièces symétriques ; les arcs vertébraux offrent aussi les mêmes variations pour leur insertion.

De même que chez les Ganoïdes les demi-vertèbres peuvent se souder en une pièce unique, de même les Stégocéphales du groupe des **Stéréospondyles** (*Mastodonsaurus*), sont rachitomes dans leur jeunesse et ont à l'état adulte un corps vertébral amphicœlique, d'une seule pièce et perforé par la corde dorsale.

La corde dorsale ne disparaît pas encore complètement dans les *Urodèles* inférieurs (Ichthyoïdes) et la vertèbre reste *amphicœlique* et perforée. Mais à partir de ce groupe le processus se continue plus loin; la vertèbre se ferme, et en avant du centrum se produit une facette d'articulation bombée, de sorte que la vertèbre est *opisthocœlique* (Salamandrines); chez les *Anoures* le même phénomène se passe en arrière, de sorte que la vertèbre est *procœlique :* ces deux derniers stades ne sont jamais réalisés chez les Poissons.

Sous un autre point de vue, les Batraciens, même les plus inférieurs, réalisent un progrès sur les Poissons : la différenciation des vertèbres suivant les régions est poussée plus loin, et nous voyons apparaître les quatre parties de la colonne vertébrale qu'on retrouvera chez les Vertébrés supérieurs.

La première vertèbre (*atlas*) est différenciée et dépourvue de côtes et de zygapophyses antérieures. Elle présente des facettes articulaires latérales.

Les vertèbres thoraciques portent les *côtes* articulées avec les *diapophyses* des arcs supérieurs. Ces côtes, très variables, sont simples ou pourvues d'un ou deux prolongements souvent aigus (*Ophiderpeton*). Elles ne se réunissent jamais sur la face ventrale pour former un sternum. La vertèbre qui porte le bassin est différenciée, c'est la première apparition du *sacrum*. Les vertèbres postérieurs portent comme chez les Poissons des arcs inférieurs (arcs hémaux) généralement fermés. Chez les Anoures, elles se soudent en un seul os allongé (*urostyle*).

Squelette du crâne. — Les caractères généraux du crâne établissent des différences importantes avec les Poissons et les Reptiles.

Le crâne cartilagineux ne s'ossifie jamais complètement. Il s'articule en arrière avec la colonne vertébrale par deux condyles occipitaux au lieu d'un seul comme chez les Poissons et les Reptiles.

Il existe un parasphénoïde impair, os de membrane qui repré-

sente celui des Poissons et fait, au contraire, défaut chez les Reptiles : par contre chez ces derniers apparaît un basi-sphénoïde qui manque chez les Batraciens. Chez ceux-ci le basi-occipital et le sus-occipital sont réduits à l'état cartilagineux. L'appareil maxillaire est soudé avec le crâne comme chez les Chiméroïdes, et c'est encore un trait de rapprochement avec les Dipneustes, car ce même fait se retrouve chez *Lepidosiren*.

La crâne des *Stégocéphales* rappelle de très près celui des Poissons Ganoïdes et celui des Dipneustes ; l'ossification y est à peu près au même stade que chez les Ganoïdes osseux, et forme une capsule fermée en haut, largement ouverte par dessous ;

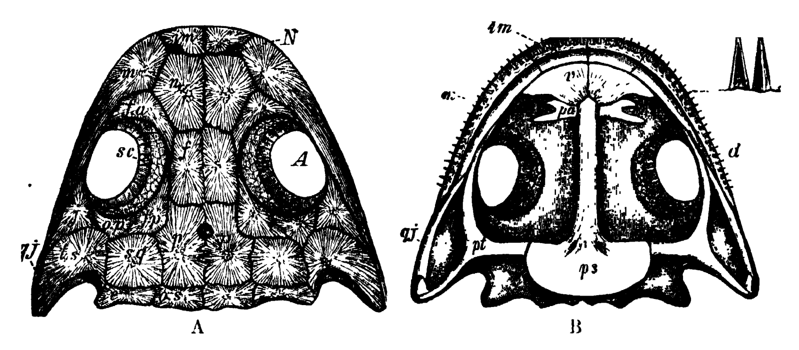


Fig. 422. — Crâne de *Branchiosaurus amblystomus* Credn. Permien, Dresde. — *A*, orbite ; *N*, narine ; P, foramen pariétal. — A, face supérieure : *im*, intermaxillaire ; *n*, nasal ; *fa*, préfrontal ; *f*, frontal ; *sc*, sclérotique ; *fp*, postfrontal ; *op*, postorbital ; *p*, pariétal ; *sq*, squamosal ; *os*, supraoccipital ; *e*, épiotique ; *ts*, supra-temporal ; *j*, jugal ; *qj*, quadratojugal. — B, face inférieure : *m*, maxillaire ; *v*, vomer ; *pa*, palatin ; *ps*, parasphénoïde ; *pt*, ptérygoïde ; *qj*, quadratojugal (Credner).

mais les os y sont moins nombreux que chez les Poissons, et il n'y a pas de formations operculaires.

La disposition de ces os est très constante ; elle présente une importance capitale, car elle permet d'expliquer, par réduction ou par soudure, le crâne des autres Batraciens et celui des Reptiles (fig. 422).

Région occipitale. — *Deux exoccipitaux* portant les condyles non complètement ossifiés ; *deux supra-occipitaux* (au lieu d'un chez les Poissons. Le basi-occipital des Poissons manque).

Région otique. — Limitée en arrière par une échancrure profonde. De chaque côté : *squamosal*, *épiotique*, *supra-temporal*, *quadratojugal*, qui ont leurs correspondants chez les Ganoïdes.

Région optique. — La cavité orbitaire est entourée par les os *postorbitaire*, *jugal*, *préfrontal*, *frontal* et *postfrontal*. Sclérotique généralement ossifiée. Comme chez les Poissons, les *pariétaux* s'intercalent au milieu du crâne entre les régions optiques et otiques de chaque côté.

Région nasale. — *Nasal*, *prémaxillaire* (ou *intermaxillaire*) ; *maxillaire*, os

très long formant la bordure latérale du crâne et se prolongeant jusqu'au quadratojugal.

Face inférieure. — La boîte crânienne est très incomplète en arrière et laisse de part et d'autre du *parasphénoïde*, long et grêle, une large perforation bordée par les prolongements des ptérygoïdes qui bordent les maxillaires. En avant les *vomer* et les *palatins*. Large perforation entre les ptérygoïdes et le quadratojugal.

Mâchoire inférieure. — Elle est très longue et mince, articulée très en arrière, et comprend l'*articulaire*, l'*angulaire*, le *dental* et un os *splénial interne*.

Rien n'est plus facile que de passer de ce crâne primitif et complet à celui des Batraciens actuels, caractérisé par les larges perforations qui se voient à la face supérieure : un certain nombre d'os avortent et laissent un vide à leur place : ce sont les supra-occipitaux, l'épiotique, le supra-temporal le postorbital. La région optique reste cartilagineuse en arrière, et en avant se développe un os annulaire correspondant à l'*orbito-sphénoïde* des Poissons.

Squelette viscéral. — Nous assistons chez les Batraciens fossiles et vivants à une réduction du squelette viscéral, qui est en relation avec le développement ontogénique et phylogénique. On trouve plusieurs arcs branchiaux persistants chez les Pérennibranches et ce caractère se retrouve dans le stade larvaire des autres Batraciens vivants. Ces remarques s'appliquent aussi aux Stégocéphales : la larve de *Branchiosaurus* et celle d'un grand nombre d'autres Batraciens cuirassés avaient des arcs branchiaux cartilagineux en nombre variable, pourvus de denticules, comme ceux de l'Axolotl : ce sont précisément ces denticules seuls conservés, qui ont permis de déterminer la présence de ces arcs (fig. 425).

Œil pinéal (1). — On a remarqué depuis longtemps que le crâne des Stégocéphales présente constamment sur la ligne médiane, entre les deux pariétaux, une perforation ovale ou circulaire, appelée *foramen pariétal*. Les Batraciens actuels ne présentent pas cette perforation, qu'on retrouve au contraire chez quelques Reptiles (Rhynchocéphales, Sauriens, Ichthyoptérygiens). La signification de ce foramen était tout à fait inconnue jusqu'au moment où divers anatomistes ont montré qu'il servait au passage d'un nerf aboutissant à un œil impair, l'*œil pinéal*, existant chez les Rhynchocéphales et divers Sauriens à un état de dégradation plus ou moins prononcé. Cet œil ne peut fonctionner dans aucun des types actuels, mais il n'est pas douteux qu'il n'ait été parfaitement développé et fonctionnel chez les formes fossiles primitives et en particulier chez les Stégocéphales. Le foramen pariétal est d'ailleurs bien plus grand chez ces derniers que dans les formes vivantes.

Ceinture scapulaire. — Les côtes ne se réunissent pas chez les Batraciens sur la face ventrale pour former un véritable sternum, comme chez les Vertébrés supérieurs. Néanmoins, il existe une pièce médiane, développée surtout chez les types anciens, l'*épisternum* ou *entosternum*. C'est chez les Stégocéphales une plaque osseuse arrondie ou rhombique, parfois

(1) Cope. The pineal Eye in extinct Vertebr. *Am. nat.* 1888.

pourvue d'un prolongement postérieur médian (fig. 423, *thm*). A cette plaque s'adapte de chaque côté une pièce plate (*coracoïde, co*), aiguë vers l'extérieur, puis vient une *clavicule* très grêle (*thcl*), et un *scapulum* semi-circulaire (*s*) sur la face dorsale.

Tout cet appareil disparaît chez quelques Stégocéphales dépourvus de membres (*Ophiderpeton*).

L'homologie avec la ceinture scapulaire des *Urodèles* et des *Anoures* n'est pas établie avec certitude. Chez ces derniers la plaque médiane ossifiée a disparu complètement (Urodèles), ou bien est remplacée par une pièce cartilagineuse compliquée (Anoures). Les os latéraux se développent au contraire davantage.

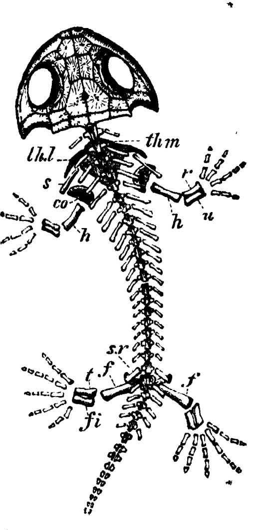


Fig. 423. — *Branchiosaurus amblystomus* Cred. Forme larvaire appelée *B. gracilis* Cr. Permien de Dresde. — *thl*, clavicule ; *thm*, épisternum; *co*, coracoïde; *s*, scapulum ; *h*, humérus; *r*, radius; *u*, cubitus; *sr*, côte sacrale; *f*, fémur; *t*, tibia; *fi*, péroné (Credner).

Ceinture pelvienne. — La *ceinture pelvienne* acquiert chez les Batraciens un développement qu'elle n'avait jamais présenté chez les Poissons. Dès les formes inférieures (*Branchiosaurus*), on voit un large *iléon*, qui d'ailleurs se réduit dans les formes plus élevées de Stégocéphales, et dans tout le groupe des Batraciens s'adapte aux côtes d'une *vertèbre sacrée* (fig. 423, *sr*).

L'*ischion* s'adapte à une forme aplatie et se développe beaucoup chez les Stégocéphales élevés (*Mastodonsaurus*), tout en restant toujours pair. Le *pubis* est peu développé et devait être incomplètement ossifié.

Membres. — Les membres des Batraciens présentent le type général et indifférencié des quadrupèdes. On trouve le plus généralement quatre doigts en avant, cinq en arrière, même chez les Stégocéphales où s'observent quelques exceptions (*Melanerpeton*). Les Stégocéphales montrent les degrés d'ossification les moins prononcés : chez les plus inférieurs d'entre eux, les os sont si incomplètement ossifiés que les surfaces articulaires manquent, les os sont réduits à des tubes élargis aux extrémités. La carpe et surtout le tarse restent presque constamment à l'état cartilagineux. Il y a exception chez *Archegosaurus*. Quelques Stégocéphales bien ossifiés, tels qu'*Euchirosaurus*, ont des os bizarres, fortement épaissis et pourvus de crêtes et d'apophyses saillantes (fig. 430, B).

Les membres disparaissent et avec eux les ceintures, chez deux groupes de Batraciens appartenant à des types différents. Les *Aistopodes* sont des Stégocéphales, et sont connus seulement à l'état fossile (fig. 427). Les Cécilies ou *Gymnophiones*, quoique pourvus d'une enveloppe crânienne bien ossifiée, ne sont que des Batraciens dégradés et non les descendants directs des Stégocéphales Apodes. Une adaptation régressive a donc produit des formes extérieurement analogues et semblables aux Serpents qui dérivent des Sauriens par le même processus.

La morphologie des membres des Batraciens soulève un problème important et qui n'est pas encore définitivement résolu. Comment peut-on expliquer son origine en partant du membre des Poissons, ce qui est absolument nécessaire puisque les Poissons sont manifestement les ancêtres des Batraciens ? Une théorie longtemps en honneur a été celle de Gegenbaur : on distinguerait dans la patte un rayon principal, allant du fémur au premier doigt ; les autres os seraient développés en rayons latéraux d'un seul côté de cet axe, et le membre dériverait de la forme polybasale ou unisérielle des Poissons.

Wiedersheim suppose que du fémur partent deux rayons ; l'un reste indivis et passe par le premier doigt ; l'autre passe par le deuxième doigt et porte sur ses côtés trois rayons latéraux. La théorie acceptée par Claus diffère en ce que l'axe principal passerait par le cinquième doigt. Diverses raisons, trop longues à discuter ici, militent contre ces interprétations. Tout récemment Perrin (1), à la suite d'une étude anatomique minutieuse des muscles des pattes, a déterminé la direction des rayons osseux en recherchant les muscles profonds qui unissent directement par leur extrémité les os voisins. Il arrive aux conclusions suivantes : La masse primitive des muscles s'étale en éventail et les os se développent dans les cloisons fibreuses qui séparent les divers faisceaux. Or les rayons sont disposés suivant des bifurcations successives. Du fémur partent deux rayons, dont l'un, passant par le tibia et le premier doigt, reste indivis comme dans la théorie de Wiedersheim ; le second se subdivise en deux, puis en quatre rayons homologues entre eux. Cette théorie concorde d'une manière complète avec les résultats fournis par l'examen du membre des Ichthyoptérygiens. Il nous semble probable qu'elle s'applique aussi bien aux Stégocéphales, dont l'auteur ne s'est pas encore occupé. Mais il faut avouer qu'elle se prête mal à une homologie directe des parties des membres entre les Batraciens et les Poissons. Elle tend à établir l'existence d'un troisième type de membre indépendant des types monosériel ou bisériel, mais plus voisin de ce dernier à cause de la disposition monobasale.

Dents. — Les dents des Batraciens sont coniques, soudées à l'os. On les trouve, en général, sur le prémaxillaire, le maxillaire, le vomer et à la mâchoire inférieure. Le remplacement se fait comme chez Poissons par des dents nouvelles qui apparaissent en arrière des anciennes. La racine est constituée par du cément ; la couronne par de l'ivoire ou dentine, traversée par d'innombrables canalicules qui rayonnent de la pulpe volumineuse. Chez un grand nombre de Stégocéphales, la dent

(1) Perrin. Contribution à l'étude de la myologie comparée, etc., *B. scientif.* XXIV, 1892.

prend en coupe transversale une apparence très compliquée qui a fait donner à ces animaux le nom de Labyrinthodontes (fig. 424). Dans la portion inférieure de la dent, la pulpe (*a*) envoie vers la périphérie des lames rayonnantes, qui arrivent très près du contour extérieur et qui divisent la dentine en secteurs; mais ces secteurs ne gardent pas des contours plans, ils présentent de très nombreux plissements méandrinoïdes. Dans chacun de ces secteurs plissés pénètre d'autre part une lame de cément, venant de l'extérieur (*b*) qui suit toutes les sinuosités et pénètre jusque près du centre sans y aboutir cependant. Tous les degrés existent entre les dents simples et celles qui atteignent ce maximum de complication.

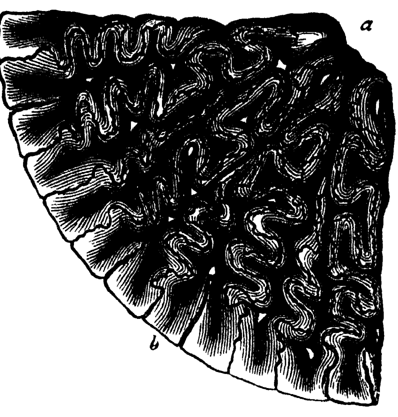


Fig. 424. — Coupe d'une dent de *Mastodonsaurus* (1/4 de la section). — *a*, pulpe; *b*, invagination du cément.

Empreintes de Labyrinthodontes. — On trouve fréquemment dans les grès du Trias, dans les Vosges, en Allemagne et en Angleterre, des empreintes de pas formant double moulage en creux et en relief. Ces empreintes montrent tantôt 5 doigts, tantôt 4 ou 3. On les a désignés pendant longtemps sous le nom de pas de *Cheirotherium*, l'animal qui les avait produits étant inconnu. L'origine des empreintes à 4 et à 3 doigts est encore discutée; mais dans beaucoup de cas les empreintes à 5 doigts ont pu être rapportées à des Amphibiens Stégocéphales et en particulier au genre *Trematosaurus*.

§ 2. — Classification.

1er Ordre. — STÉGOCÉPHALES (1).

Batraciens éteints, d'organisation très inférieure à colonne vertébrale incomplètement ossifiée. Membres au nombre de 1 ou 2 paires,

(1) Gaudry. *Enchainements du monde animal. — Fossiles primaires*, 1883. — *Fossiles secondaires*, 1890. — Bull. Soc. sc. nat. d'Autun, 1888 (Résumé). — Fritsch. Fauna der Gaskohle Böhmens, 1883-85. — E. Fraas. Die Labyrinthodonten der Schwäbischen Trias, *Palæont.* 1889. — Credner. *Z. d. d. Geol. Gesel.* 1881-86-90.

ou manquant complètement; boîte crânienne fermée à la face supérieure.

Trou pariétal très large; os du crâne et de la ceinture scapulaire profondément sculptés. Souvent la face ventrale présente de fortes écailles. Dents à structure labyrinthiforme.

Les Stégocéphales se rencontrent du Carbonifère au Trias inclusivement en Europe, dans l'Inde et en Amérique. Ils sont particulièrement abondants dans le Permien. Un seul genre (*Rhinosaurus*) persiste dans le Jurassique.

1er SOUS-ORDRE. — BRANCHIOSAURIENS.

Forme générale du corps rappelant celle des Salamandres. Vertèbres lépospondyles (voir page 741), *où la notochorde n'est entourée que d'une gaine munie de tissu ossifié. Dents simples. Arcs branchiaux développés au moins chez le jeune.*

Branchiosaurus Fritsch (fig. 422, 423 et 425), est l'un des types les plus intéressants des Stégocéphales, et c'est le Vertébré aérien le plus inférieur en organisation actuellement connu. Ce fait est prouvé par la faible ossification de la colonne vertébrale, par la simplicité de forme des os, des ceintures et des membres : ces derniers sont réduits à l'état de simples tubes cylindriques, la portion interne et les surfaces d'articulation étant restées cartilagineuses. 4 doigts en avant, 5 en arrière. Des écailles ovales, imbriquées, se voient sur toute l'étendue de la face ventrale.

Le développement de *Branchiosaurus* a été étudié par Credner sur un nombre très grand d'individus de petite taille, dont beaucoup avaient été décrits au début comme formant des espèces distinctes (*B. gracilis*). La larve porte 4 paires d'arcs branchiaux pourvus de denticules à leur partie dorsale; ces arcs étaient cartilagineux, mais les denticules en question, souvent conservés, ont permis de reconnaître l'existence des arcs. Les branchies tombent quand l'animal atteint 60 à 70 millimètres; en même temps la queue se raccourcit et des écailles apparaissent à la face ventrale. L'adulte a 100 à 160 millimètres.

M. Gaudry a décrit deux formes intéressantes communes dans le Permien d'Autun, sous les noms de *Protriton petrolei* Gaudry et *Pleuronoura Pellati* G. et a insisté sur les analogies qu'elles présentent avec les larves de Salamandre : les os situés en arrière des orbites sont peu développés; l'entosternum n'est pas ossifié et il n'y a pas d'écailles. M. Gaudry pense qu'il s'agit là de formes larvaires de Stégocéphales de grande taille,

tels que *Actinodon*. Zittel les rapporte aux Branchiosauridés.

Branchiosaurus est l'un des Batraciens les plus communs, il se

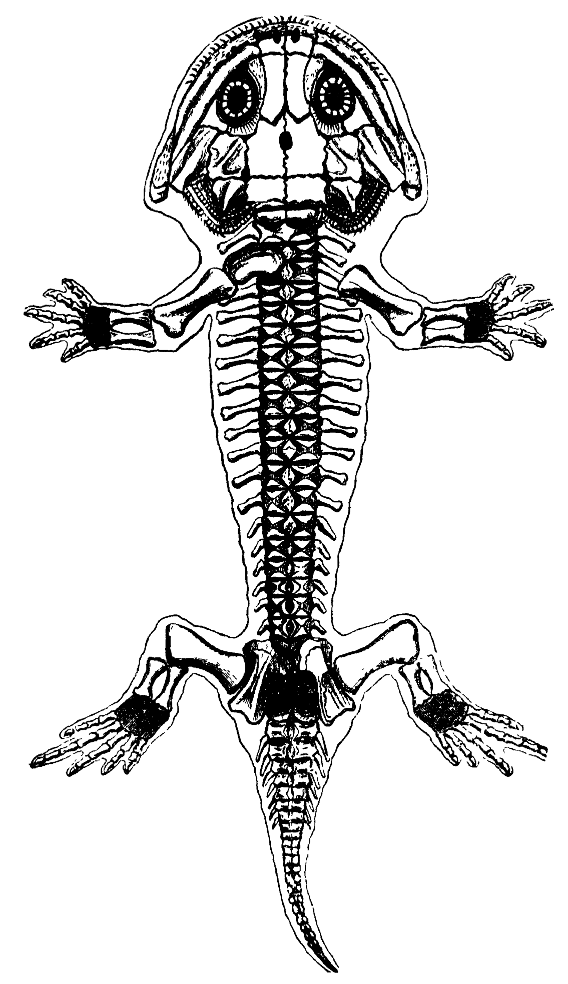


Fig. 425. — *Branchiosaurus salamandroides* Fr. (grossi), Carbonifère. Bohême. — On voit sur les deux côtés et en arrière de la tête, les arcs branchiaux munis de denticules. Le carpe et le tarse sont cartilagineux. On voit la corde dorsale rétrécie entre chacun des corps vertébraux. Au milieu de la tête, le foramen pariétal; les dents sont sur les maxillaires et les intermaxillaires (FRITSCH).

rencontre dans le Carbonifère et le Permien d'Allemagne, de Bohême. Credner a pu en étudier plus de 1000 exemplaires.

Melanerpeton Fritsch et *Pelosaurus* Credner diffèrent peu de *Branchiosaurus*. Le premier a en plus un os lacrymal; chez

le second l'os squamosal est dédoublé et il y a 5 doigts à chaque membre (Permien de Bohême et de Saxe).



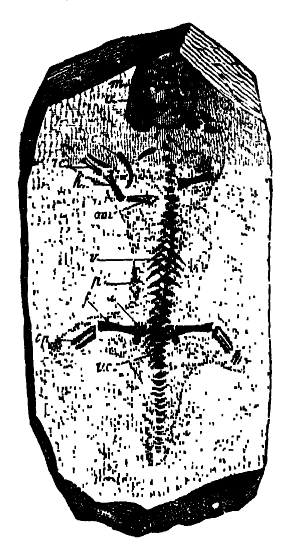


Fig. 426. — A, *Protriton petrolei* Gaud. Face ventrale. — B, *Pleuronoura Pellati* Gaud. Face ventrale. Grandeur naturelle. Permien de Millery. — *o*, orbite; *m*, mandibule; *c*, clavicule; *om*, omoplate; *h*, humérus; *rc*, radius et cubitus; *v*, vertèbres avec leurs côtes bien visibles; *vc*, vertèbres caudales avec côtes; *i*, iliaque; *f*, fémur; *tp*, tibia et péroné. On voit autour du squelette une teinte plus foncée due sans doute au corps de l'animal (Gaudry).

Dawsonia Fritsch a des dents sur tous les os de la voûte palatine.

2e SOUS-ORDRE. — AISTOPODES.

Corps très allongé, semblable à celui des Serpents, sans membres ni ceinture; très nombreuses vertèbres amphicœliques; côtes rudimentaires. Les os du crâne ne se rejoignent pas tous à la face supérieure du crâne et laissent de chaque côté une large fente. Dents simples à grande cavité. Vertèbres lépospondyles.

Dolichosoma Hunley a environ 150 vertèbres (fig. 427). *Ophiderpeton* en a encore plus de 100. Carbonifère d'Irlande et de Bohême.

3e SOUS-ORDRE. — MICROSAURIENS.

Stégocéphales de petite taille, présentant la forme des Lézards ou des Salamandres, avec une queue allongée. L'ossification est plus avancée que chez les précédents, et les corps vertébraux, fortement

amphicœliques, ont la forme de sabliers et sont parfois soudés aux arcs supérieurs.

La corde dorsale persiste dans toute sa longueur, mais s'étrangle dans chaque vertèbre. Le pubis s'est ossifié. Écailles de forme variée sur la face ventrale et aussi parfois sur la face dorsale.

Ce groupe intéressant comprend de nombreux genres (*Hylonomus* Dawson, *Petrobates* Credn., etc., et se rapproche beaucoup plus des Reptiles inférieurs, et surtout des Rhynchocé-

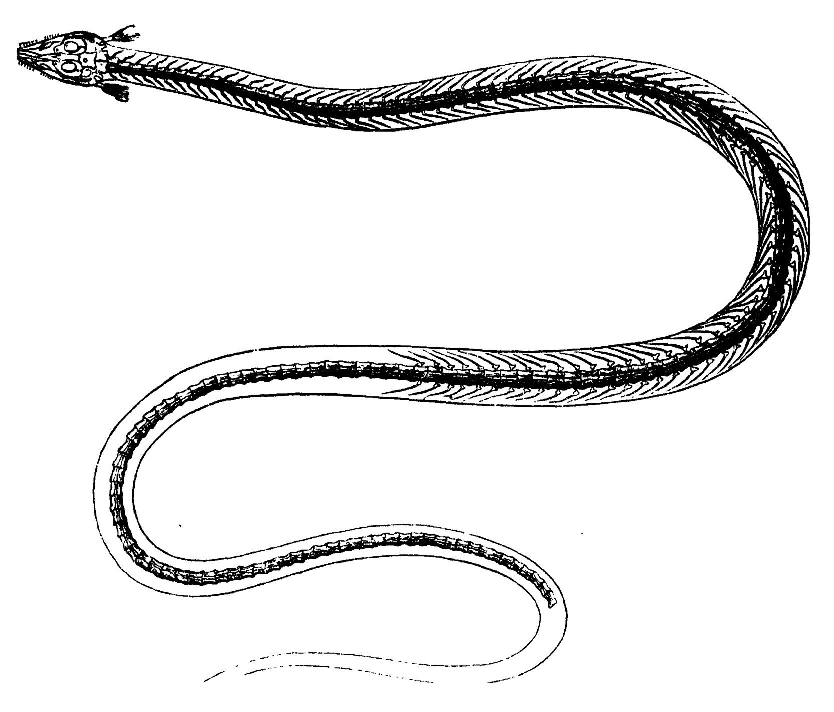


Fig. 427. — *Dolichosoma longissimum* Fr. Carbonifère de Bohême (Fritsch). Les productions visibles en arrière de la tête sont probablement des branchies.

phales que des groupes élevés de Batraciens. D'après Credner, *Hylonomus* est encore bien nettement Stégocéphale, comme le prouvent la tête élargie, les dents palatines, le bouclier ventral. *Petrobates* est plus voisin des Reptiles : en particulier, l'on voit les ouvertures du crâne se rétrécir et la région cervicale s'indiquer par la présence de côtes courtes ; l'ossification des membres et des côtes est plus avancée ; il n'y a pas d'écailles ventrales, et les vertèbres caudales ont des intercentra. *Seeleya* Fr., pourvu d'écailles arrondies sur toute son étendue, a tout à

fait l'aspect d'un Lézard. Il y a 5 doigts à chaque membre. Ces formes sont du Carbonifère et du Permien, en Angleterre, en Saxe et en Amérique.

4e SOUS-ORDRE. — LABYRINTHODONTES (*STÉGOCÉPHALES TEMNOSPONDYLES ET STÉRÉOSPONDYLES*).

Les Stégocéphales qui nous restent à étudier forment une série distincte de la précédente, et commençant de même par des formes très inférieures. Ce sont les *Labyrinthodontes*, caractérisés par leurs dents profondément plissées, par leurs vertèbres composées de plusieurs pièces, enfin, par la forme allongée, triangulaire, de leur crâne qui rappelle un peu celui des Crocodiliens. Les os du crâne sont profondément sculptés, et sont en général creusés par deux canaux passant entre les orbites et les narines. Ils sont analogues aux *canaux muqueux* des Crocodiliens et leur ensemble forme une figure appelée lyre.

Dans la série des Labyrinthodontes, on distingue, en général, deux groupes fondés sur le degré d'ossification des vertèbres (voir page 741). Ce sont les *Temnospondyles* et les *Stéréospondyles*. Fritsch a montré que le stade Stéréospondyle, caractérisé par l'ossification presque complète, était précédé dans le jeune âge par un stade Temnospondyle où les pièces vertébrales sont distinctes. L'ensemble des autres caractères justifie d'ailleurs le rapprochement des deux groupes en un seul sous-ordre très homogène, où l'on peut étudier les divers types par ordre de perfectionnement progressif.

1er Groupe. — Temnospondyles.

Vertèbres formées de pièces distinctes.

Les ARCHÉGOSAURIDÉS sont des Stégocéphales de grande taille : *Archegosaurus* v. Meyer a 1 mètre 50 au maximum (fig. 428). L'ossification est très imparfaite dans ce genre, le plus inférieur du groupe : elle n'atteint pas les condyles occipitaux. Le jeune *Archegosaurus* avait des arcs branchiaux pourvus de denticules comme *Branchiosaurus*. Le développement de la vertèbre est intéressant ; les arcs supérieurs sont d'abord seuls ossifiés et formés de deux petites pièces distinctes qui se réunissent plus tard (comparer au cas des Prosélaciens). Ensuite l'ossification envahit successivement l'hypocentrum, puis les pleurocentra et le reste des arcs supérieurs. La face ventrale est

d'abord nue, puis couverte d'écailles, comme le reste du corps. 4 et 5 doigts. Entosternum très long. Ce genre est très commun dans le Permien.

Actinodon Gaudry (fig. 429), diffère principalement par l'existence d'une grosse dent et de nombreux denticules au vomer. La tête est beaucoup plus large et triangulaire. Les écailles ventrales sont beaucoup plus grandes. On a trouvé fréquemment près des squelettes des coprolithes couverts de plis qui par leur disposition indiquent l'existence d'une valvule spirale.

Euchirosaurus Gaudry (fig. 430), est remarquable surtout par ses vertèbres bizarres, dont la neurépine est pourvue de larges expansions latérales, par son humérus massif, couvert de

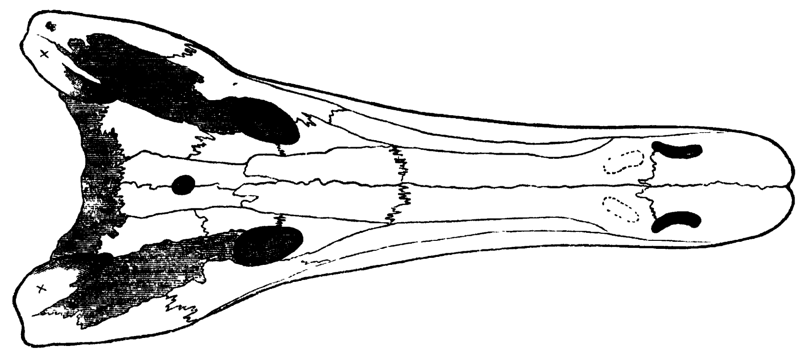


Fig. 428. — Crâne d'*Archegosaurus Decheni* Goldf. très réduit. Permien de Lebach. Les os ombrés sont ceux qui sont caractéristiques des Stégocéphales et disparaissent chez les autres Batraciens ; ce sont, d'avant en arrière, le ptérotique, le supra-temporal, l'épiotique et le supra-occipital.

bosses. Son crâne paraît peu différer de celui d'*Actinodon*. Nombreux autres genres dans le Permien d'Autun, de Lebach, de Bohême et d'Amérique.

Les Diplovertébridés, avec les deux seuls genres *Diplovertebron* Fr., de Bohême, et *Cricotus* Cope, d'Amérique (Permien), ont la colonne vertébrale tout entière du type embolomère.

2e Groupe. — *Stéréospondyles.*

Dans ce groupe, on assiste au perfectionnement graduel du type annoncé par les Temnospondyles. L'ossification se continue et les corps vertébraux ne sont plus formés que d'une seule pièce biconcave où souvent même la perforation due à la persistance de la corde dorsale a disparu. Les dents se sont compliquées, et les côtes rayonnantes qui existent à l'intérieur de la

cavité pulpaire chez les Rachitomes se sont allongées et repliées de manière à former des lames méandrinoïdes compliquées. Les

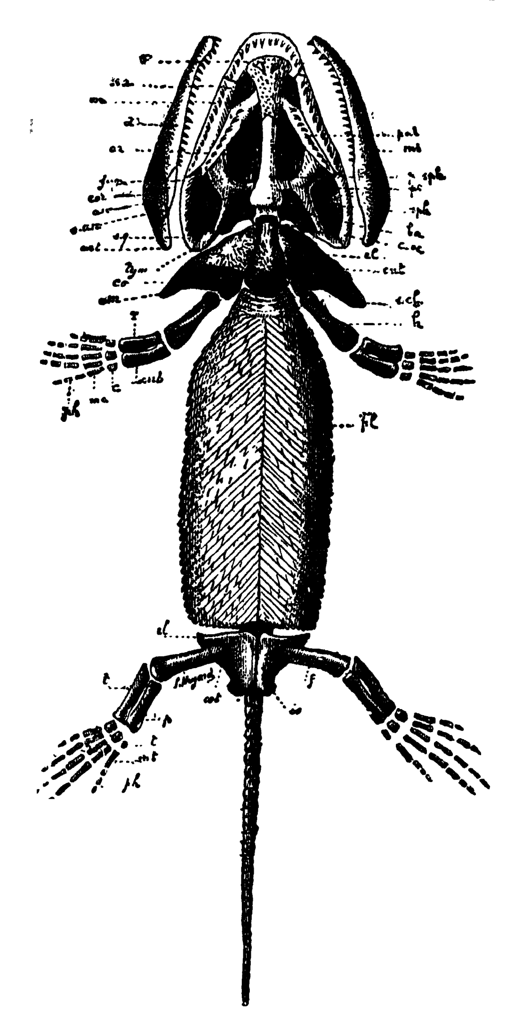


Fig. 429. — Essai de restauration d'*Actinodon Frossardi*, Gaud. Face ventrale à 1/7 de grandeur. — *im*, intermaxillaire ; *m*, maxillaire ; *v*, vomer ; *pal*, palatin ; *jug*, jugal ; *pt*, ptérygoïde ; *sph*, sphénoïde ; *psph*, présphénoïde ; *ba*, basilaire ; *coc*, condyle occipital ; *sq*, squamosal ; *tym*, tympanique ; *ent*, entosternum ; *cl*, épisternum ; *scl*, sus-claviculaire ; *om*, omoplate ; *co*, coracoïde ; *h*, humérus ; *r*, radius ; *cub*, cubitus ; *c*, os du carpe ; *mc*, métacarpiens ; *ph*, phalanges ; *pl*, plastron formé d'écailles ganoïdes pointues ; *il*, ilion ; *cot*, cavité cotyloïde ; *is*, ischion, *f*, fémur ; *t*, tibia ; *p*, péroné ; *t'*, os du tarse ; *mt*, métatarsiens. — Les mandibules, *mi*, sont dessinées à part : *a*, dentaire ; *an*, angulaire ; *san*, sus-angulaire ; *cor*, coronoïde ; *art*, articulaire (Gaudry).

pièces de la partie postérieure du crâne s'ossifient et se soudent complètement. Il en est de même du pubis. Les os de la tête et de la ceinture scapulaire sont fortement sculptés.

Les Anthracosauridés du Carbonifère et du Permien avaient des écailles ventrales et se rapprochent par là des Rachitomes, tels sont : *Loxomma, Anthracosaurus* Huxley, du Carbonifère d'Écosse, et *Stereorachis* Gaudry du Permien d'Igornay, formes de très grande taille.

Les Mastodonsauridés (1) ou Labyrinthodontes proprement dits sont exclusivement triasiques. Ils sont dépourvus d'écailles ventrales, et les replis méandriniformes de l'émail atteignent leur maximum de complication. Les os du crâne et les plaques

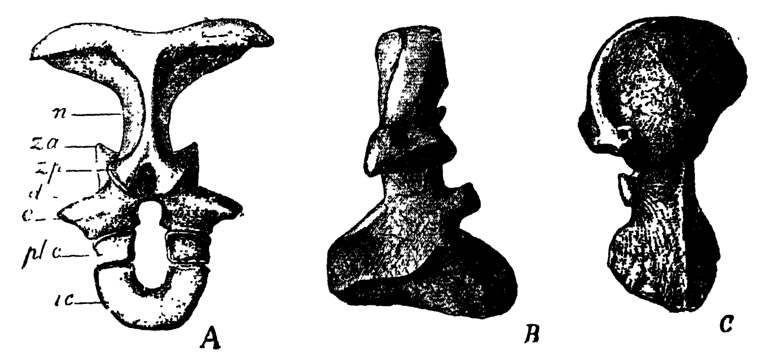


Fig. 430. — *Euchirosaurus Rochei* Gaudry, Permien d'Igornay. — A, vertèbre : *n*, neurapophyse ; *za. zp*, zygapophyses antérieure et postérieure ; *d*, diapophyse ; *c*, facette d'articulation de la côte ; *pl*, pleurocentrum ; *ic*, pièce inférieure du centrum (réduit d'environ 1/2). — B, Humérus vu de face ; C, le même vu de côté (réduit d'1/3) (Gaudry).

thoraciques sont couverts d'un émail brillant et fortement sculpté.

Trematosaurus Braun a une tête triangulaire, presque aiguë ; les orbites sont au milieu de sa longueur. La mâchoire porte deux sortes de dents : celles des maxillaires forment une rangée externe de petites dents ; sur le vomer et les palatins sont des dents plus fortes, surtout en avant, et sur la mâchoire inférieure sont en avant deux forts crochets qui viennent se loger dans des cavités de la mâchoire supérieure.

Metopias v. Meyer a fourni à E. Fraas de belles descriptions de plaques thoraciques, remarquables par le développement des épisternum. Trias du Wurtemberg.

(1) Eb. Fraas, Die Labyrinthodonten des Schwäbischen Trias.

Capitosaurus Müns. Tête arrondie en avant, deux rangées de très petites dents et en plus des crochets à la mâchoire inférieure. Trias d'Allemagne.

Mastodonsaurus Jæg. est le plus grand des Batraciens connus : le crâne atteint de 70 centimètres à 1 mètre. On peut le considérer comme le type terminal de la série des Stégocéphales. Les sculptures de la boîte crânienne et les plissements des dents atteignent chez lui leur maximum de complication, la portion postérieure du crâne est bien ossifiée ; les cavités orbitaires sont situées plus en arrière que dans les types précédents. Il y a 3 à 5 gros crochets à l'intermaxillaire. Sclérotique non ossifiée. Les condyles occipitaux sont saillants et complètement ossifiés. Le pubis même est ossifié. Trias d'Allemagne et d'Angleterre.

Le nom de *Labyrinthodon* Ow. a été donné à des restes nombreux qui doivent être répartis dans les derniers genres précédents, et même *L. Rütimeyeri* Wied. est, d'après Zittel, un Reptile et non un Batracien (1). Il ne reste plus dans le genre au sens strict que *L. leptognathus* Ow., voisin de *Capitosaurus*.

Dans les deux premières familles, les vertèbres, amphicœliques chez l'adulte, sont rachitomes à l'état jeune. Elles paraissent au contraire être embolomères chez les larves des formes appartenant à la famille des Dendrerpétidés comme *Dendrerpeton* Ow. (Carbonifère, Permien), et *Rhinosaurus* F. v. W. du Jurassique des monts Oural, le dernier persistant des Labyrinthododontes.

2e Ordre. — URODÈLES.

Batraciens pourvus de branchies externes et d'une queue persistante au moins dans le jeune âge. Les vertèbres amphicœliques, parfois opisthocœliques, peuvent être traversées par la corde dorsale, mais sont constituées par une seule pièce et complètement ossifiées. Le crâne est beaucoup plus ouvert que chez les Stégocéphales, par suite de l'absence de supra-occipal, de postorbital et de supratemporal. Le foramen pariétal est obturé, et, chez les formes vivantes, on a pu observer que l'œil pinéal est rudimentaire.

Les Urodèles fossiles sont rares. Les formes les plus inférieures du groupe, les **Phanérobranches** ou *Pérennibranches* à branchies externes persistantes, représentées aujourd'hui par *Axolotl*, *Proteus*, *Menobranchus*, ne sont connues à l'état fossile que par des débris douteux d'*Orthopygia* v. Meyer trouvés dans le Miocène d'Œningen.

Les **Cryptobranches** ou *Dérotrèmes*, où les branchies sont dans une poche

(1) Zittel, *Neues Jahrb.*, 1891.

recouverte par la peau et ouverte par une fente latérale, sont mieux représentés à l'état fossile. A ce groupe appartient la grande Salamandre du Japon (*Cryptobranchus*) qui atteint 1 mètre de long. Le squelette de cette forme et surtout celui de *Menopoma* est tout à fait semblable à un squelette fossile découvert par Scheuchzer dans le Miocène d'Œningen et considéré par lui comme un squelette humain. C'est le fameux *Homo diluvii testis*. Cuvier démontra son analogie avec les Batraciens actuels et Tschudi (1839) lui a donné le nom de *Andrias Scheuchzeri*. Ce genre est remarquable par le grand développement de la tête, qui est semi-circulaire.

Les **Salamandrines** sont les Urodèles à vertèbres opisthocœliques sans branchies. Elles ne sont guère plus communes que les Ichthyoïdes.

Megalotriton Zittel se trouve dans les Phosphorites du Quercy; *Triton* Laur. et *Salamandra* Laur. apparaissent dans le Miocène de Sansan, d'Allemagne et de Bohême.

Le plus ancien Urodèle connu est *Hylæobatrachus* Dollo, découvert par Dollo dans l'argile wealdienne de Bernissart. C'est une petite forme pourvue de deux arcs branchiaux ossifiés; quatre et cinq doigts.

3e Ordre. — ANOURES.

Batraciens dépourvus de queue et de branchies à l'état adulte. Les vertèbres caudales sont sondées en un os allongé (*urostyle*). *Les larves rappellent beaucoup les formes persistantes d'Urodèles.*

Les vertèbres, thoraciques, après l'atlas et l'axis, sont réduites à 7 qui portent des côtes réduites à de très courtes apophyses transversales. Vertèbres procœliques.

Les Anoures fossiles ne sont pas rares dans le Tertiaire, et ne montrent pas de grandes différences avec les types vivants.

Rana L. apparaît dans l'Éocène supérieur (Phosphorites du Quercy, Filhol) et reste commun dans les nombreux sédiments de marais à partir de cette époque.

Bufo Laur. date de la même époque.

Pelobates Wagl. et *Discoglossus* Otth datent du Miocène.

Une forme éteinte intéressante est *Palæobatrachus* Tschudi, commun depuis l'Oligocène et remarquable par la soudure de plusieurs vertèbres (1-2; 7-8 et 9). On connaît la larve de cet animal à divers états de développement.

Les *Aglosses* sont inconnus à l'état fossile.

Les **Gymnophiones** (Cécilies), Batraciens vermiformes, dépourvus d'yeux et de pattes, sont inconnus à l'état fossile.

§ 3. — Répartition et phylogénie des Batraciens.

Les Batraciens apparaissent dans le terrain *houiller*. Les gisements de Nyran, en Bohême, ceux de l'Irlande, de l'Écosse et de l'Amérique du Nord ont fourni une quantité considérable de Stégocéphales. Les nombreux genres que l'on trouve côte à côte dans ces dépôts appartiennent à tous les groupes de Stégocé phales. Ce sont d'abord les Lépospondyles tels que *Branchiosaurus* aux vertèbres à peine ossifiées, au centre desquelles per-

siste une corde dorsale à peine réduite, et aux os des membres réduits à des tubes très minces. La forme larvaire de ce genre, avec ses arcs branchiaux pourvus de dents, présente un grand intérêt, car c'est la forme la plus inférieure de Batraciens que l'on connaisse jusqu'ici et celle qui se rapproche le plus des Poissons. Dans les mêmes gisements se trouvent aussi des formes un peu plus élevées, mais encore peu spécialisées, les *Microsauriens*, qui indiquent déjà une tendance vers la réalisation du type Reptile. Les *Aistopodes* ou Serpentiformes sont une branche latérale dérivée des précédentes par avortement des membres et allongement considérable du corps. Mais on trouve associés à ces formes inférieures les *Temnospondyles* beaucoup mieux ossifiés, à corps vertébraux formés de plusieurs pièces, et dont la forme générale rappelle celle des Crocodiles, et même des *Stéréospondyles*, à vertèbres amphicœliques, d'une seule pièce. L'examen des dents montre d'un groupe à l'autre des transitions continues entre les dents simples et creuses de *Branchiosaurus* et les dents à replis d'émail déjà compliqués de *Loxomma* et des autres Stéréospondyles.

Tous ces faits prouvent qu'en réalité nous ne connaissons pas encore les véritables lieux d'origine des Batraciens. Il est peu vraisemblable que des formes aussi inégalement différenciées se soient produites d'une manière simultanée et indépendante, les nombreuses transitions qui les relient et les relations évidentes qu'elles présentent écartant l'idée d'une origine polyphylétique. L'évolution des Stégocéphales a dû commencer avant l'époque houillère, les formes variées que nous rencontrons ont dû se détacher des types analogues aux larves de *Brachiosaurus*. Mais d'où provient le groupe tout entier des Batraciens? L'Anatomie comparée et l'Embryogénie ne permettant pas de douter qu'il ne soit issu de Poissons encore peu spécialisés, tels que les Dipneustes et les Crossoptérygiens. La Paléontologie nous montre de plus que le crâne des Stégocéphales est beaucoup moins éloigné de celui des Ganoïdes que ne l'est celui des Batraciens vivants. Les plaques osseuses couvrent toute la face supérieure du crâne comme chez les Poissons, et la disposition générale des os est la même : il n'y a pas plus de différence entre le crâne d'un Stégocéphale et celui d'un Ganoïde qu'entre ce dernier et celui d'un Téléostéen. D'autre part, en partant du crâne bien fermé des Stégocéphales, on peut voir comment certains os ont pu disparaître ou mieux rester à l'état cartilagineux, pour constituer le crâne largement ouvert des Urodèles et surtout des Anoures. Ainsi se trouve comblée une

lacune morphologique importante. Il n'en est pas de même pour ce qui concerne le développement progressif des membres : nous ne connaissons pas de transition entre la nageoire bisérielle des Dipneustes et la patte à 5 doigts des Batraciens même les plus inférieurs; c'est là que se trouve la solution de continuité qui, à ce point de vue, laisse les Poissons tout à fait à part dans la série des Vertébrés.

L'époque *permienne* fournit de riches gisements de Stégocéphales, en particulier à Autun, à Lebach, à Niederhässlich (Saxe) et en Amérique; les mêmes formes s'y trouvent représentées et ne dépassent pas la fin de l'époque permienne.

Dans le *Trias*, le processus indiqué déjà chez les Stéréospondyles du Carbonifère et du Permien s'accentue, et les *Labyrinthodontes* apparaissent comme la branche terminale de l'ordre des Stegocéphales. L'ossification y est plus complète; les os de la ceinture scapulaire s'élargissent et les dents prennent la structure compliquée déjà décrite. Les Stégocéphales s'éteignent complètement après le Trias.

Une lacune considérable apparaît alors dans l'histoire des Batraciens : il faut aller jusqu'au *Crétacé inférieur* pour trouver le premier Urodèle, *Hylæobatrachus* de Bernissart. Les relations morphologiques de ces formes inférieures à branchies persistantes d'Urodèles vivants ou fossiles avec les Stégocéphales du Carbonifère sont néanmoins trop étroites pour qu'on puisse mettre en doute leur filiation. Mais l'absence de Batraciens dans les couches jurassiques s'explique peut-être par le fait que les formations d'eau douce sont peu abondantes à cette époque, sauf tout à fait à la fin.

A partir de l'*Eocène*, les Batraciens deviennent abondants : les *Salamandrines* et les *Anoures* se montrent associés dans les nombreux marais qui existaient en France, en Allemagne, en Amérique, etc. Les Phosphorites du Quercy, le Miocène de la Limagne, les couches d'Aix et d'Œningen ont donné des Batraciens peu différents des formes actuelles. La descendance successive des Pérennibranches, des Dérotrèmes, ou Cryptobranches, des Salamandrines pourvus d'un poumon, et enfin des Anoures, est assez bien prouvée par les données de l'Anatomie comparée et de l'Embryogénie pour qu'il suffise de l'indiquer simplement ici.

Embranchement I VERTÉBRÉS.	ÈRE PRIMAIRE. Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	ÈRE SECONDAIRE. Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	ÈRE TERTIAIRE. Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. II. **BATRACIENS**																
O. I. STÉGOCÉPHALES																
S. O. I. BRANCHIOSAURIENS			—	—												
S. O. II. AISTOPODES			—													
S. O. III. MICROSAURIENS			—	—												
S. O. IV. LABYRINTHODONTES																
Temnospondyles				—												
Stéréospondyles			—	—	—	?										
O. II. URODÈLES									—		—	—	—	—	—	—
O. III. ANOURES											—	—	—	—	—	—
[O. IV. GYMNOPHIONES]																—

3e Classe. — REPTILES.

Vertébrés pourvus de quatre pattes adaptées à la marche, à la natation, au saut ou au vol, ou pouvant manquer. Ils sont allantoïdiens, ovipares, pourvus d'écailles, à respiration pulmonaire. Sang veineux et artériel mélangé dans le cœur. Capsule crânienne cartilagineuse incomplètement ossifiée; boîte crânienne percée ordinairement d'au moins une fosse temporale. Un seul condyle occipital.

§ 1. — Morphologie du squelette et affinités.

La classe des Reptiles constitue un type moyen dans l'embranchement des Vertébrés. Elle renferme un très grand nombre de formes différant entre elles soit par le degré de leur élévation organique, soit par les traits d'adaptation à des genres de vie très différents qui modifient profondément la forme générale du corps et celle des parties constitutives du squelette. Les Reptiles vivant actuellement se réduisent à cinq ordres formant un ensemble bien délimité et s'opposent facilement aux autres classes de Vertébrés. Mais si l'on tient compte au contraire des formes éteintes, le nombre des ordres s'augmente considérablement, la classe devient bien moins homogène et ses affinités avec les autres classes de Vertébrés s'accusent plus nettement.

Diversité de type des Reptiles. — Les formes inférieures de Reptiles ont des affinités indiscutables avec les Batraciens, et exclusivement avec les types primitifs de ces derniers, c'est-à-dire les Stégocéphales : ce sont les *Ichthyoptérygiens*, les *Théro-*

morphes et les *Rhynchocéphales*. Les premiers constituent un groupe à la fois très primitif et très spécialisé, adapté à la vie aquatique. Le second ordre, comprenant des Reptiles terrestres, présente quelques caractères spéciaux qui diminuent la distance qui sépare les Reptiles des Mammifères, et sont probablement très rapprochés de la souche commune de ces derniers. Les Rhynchocéphales, également terrestres, ont donné naissance aux *Lacertiliens* et aux *Ophidiens* qui constituent des types terminaux où les caractères Reptiliens sont les plus accentués. Les *Chéloniens*, caractérisés par l'adaptation, unique dans le règne animal, qui modifie le squelette en vue de la formation d'une carapace, constituent un groupe bien isolé, ainsi que les *Sauroptérygiens*, formes éteintes adaptées à la natation. Une autre branche, partant peut-être aussi des Rhynchocéphales, comprend les types les plus élevés, chez lesquels la différenciation organique est le plus avancée: beaucoup de leurs traits d'organisation se retrouvent chez les Oiseaux. Ce sont les *Crocodiliens*, adaptés à la natation, les *Ptérosauriens*, adaptés au vol, et les *Dinosauriens*, adaptés au saut ou à la marche.

La classe des Reptiles nous apparaît donc comme un faisceau assez lâche de branches qui n'ont peut-être pas de tronc commun dans le groupe lui-même et qui ont dû donner naissance à deux très puissants rameaux, celui des Oiseaux et celui des Mammifères. On conçoit dès lors qu'il soit difficile de donner, en s'en tenant d'ailleurs au squelette, une diagnose générale s'appliquant à toutes ces formes. On peut cependant, d'une part, faire ressortir les différences qui existent avec les autres classes, d'autre part, montrer comment a pu se faire la différenciation progressive et adaptative des parties du squelette.

Différences avec les autres classes de Vertébrés. — Les Reptiles diffèrent des *Batraciens* par la présence d'écailles épidermiques (il en existe cependant chez quelques Stégocéphales), par l'ossification plus complète de la base du crâne ; il n'y a pas de parasphénoïde membraneux ; il y a ordinairement au moins une fosse temporale (voir plus loin). Le crâne s'articule avec la colonne vertébrale chez les Reptiles par un seul condyle, toujours ossifié, et ce caractère les distingue à la fois des Amphibiens et des Mammifères. Il n'y a pas de branchies ni d'arcs branchiaux proprement dits. Les membres ont des métacarpiens ou métatarsiens différenciés.

Les différences avec les *Oiseaux* s'atténuent quand on compare les formes supérieures des Reptiles et les formes inférieures d'Oiseaux. Elles se réduisent à l'existence de plumes chez ces

derniers, à la présence, chez les Reptiles, de côtes au sacrum et d'un interclaviculaire non soudé aux clavicules (1).

Les Reptiles se distinguent des *Mammifères* par l'absence de poils, la présence d'un seul condyle occipital, la fusion moins grande des os du crâne et de ceux de la mâchoire inférieure. Celle-ci s'articule au crâne par l'intermédiaire d'un os carré. Les dents sont toutes semblables (sauf dans quelques Théromorphes qui, par ce caractère, font le passage aux Mammifères).

Colonne vertébrale. — La colonne vertébrale des Reptiles présente ordinairement quatre régions distinctes : les régions cervicale, thoracique, sacrée et caudale. Ces distinctions s'effacent si les membres disparaissent. Les vertèbres sont complètement ossifiées; cependant la corde dorsale persiste à leur centre dans les types les plus primitifs (Rhynchocéphales et Anomodontes). La forme des vertèbres varie considérablement, même dans un même ordre : elles sont amphicœliques, platycœliques, procœliques ou opisthocœliques. Le type amphicœlique est le plus ancien et le plus primitif : il se rencontre chez les Rhynchocéphales, les Ichthyosauriens, les Anomodontes et dans d'autres cas. Les deux premières vertèbres sont toujours différenciées. Comme chez les Mammifères, l'*atlas* a la forme d'un anneau ; l'axis porte une apophyse odontoïde qui n'est autre chose que le centre de l'atlas soudé avec l'axis. Parfois un os impair, de nature problématique, s'intercale entre l'atlas et l'occipital. Des intercentra existent dans beaucoup de cas entre les centres. Le sacrum est formé en général par la soudure de deux vertèbres (parfois davantage). Les premières vertèbres caudales ont des arcs hémaux complets, tandis que chez les autres ces arcs ne se ferment pas (os en chevron).

Les variations les plus curieuses que nous aurons à signaler proviennent de l'extension extraordinaire que peuvent prendre les apophyses épineuses, soit dans le sens longitudinal (divers Dinosauriens), soit dans le sens latéral (Chéloniens).

Côtes. — Les côtes peuvent s'articuler par une simple tête avec les apophyses transverses, ou bien par deux têtes, parfois aussi dans l'intervalle de deux vertèbres. On s'accorde à considérer comme dérivé le mode d'articulation par une seule tête, réalisé seulement chez les Rhynchocéphales, les Sauroptérygiens et les Lépidosauriens.

Dans le type primitif, les vertèbres cervicales portent aussi des côtes qui

(1) Les affinités avec les Oiseaux sont si étroites que depuis longtemps on a réuni ces deux classes dans un même sous-embranchement (*Monocodylia* Hæckel ou *Sauropsida* Huxley). Döderlein va même jusqu'à supprimer complètement le groupe des Reptiles. Nous ne croyons pas qu'il soit nécessaire de prendre une décision aussi radicale.

sont ordinairement à double articulation (Rhynchocéphales, Sauroptérygiens, etc.).

Divers types très primitifs (Ichthyoptérygiens, Sauroptérygiens, Rhynchocéphales), ont des côtes ventrales, formées par des os allongés, divisés en une partie médiane et deux latérales.

Crâne. — La comparaison morphologique des os du crâne des Vertébrés, qui présente les plus grandes difficultés si l'on s'en tient aux formes vivantes, peut se faire au contraire avec une grande précision si l'on compare les formes éteintes les plus inférieures de chaque groupe. C'est ainsi que le crâne des Reptiles s'explique facilement par celui des Batraciens Stégocéphales et le crâne des Oiseaux et des Mammifères par celui des Reptiles éteints. Nous allons donc indiquer comment a pu se constituer aux dépens du crâne des Stégocéphales le crâne des types inférieurs et des types moyens des Reptiles, et nous reviendrons ensuite à propos de chaque ordre sur les caractères distinctifs de chacun d'eux.

En comparant le crâne des Stégocéphales à celui des Reptiles inférieurs, on voit que la différence fondamentale consiste dans l'ossification plus complète du crâne cartilagineux et la réduction des os de membrane. En second lieu, l'écartement de plusieurs os détermine de chaque côté un ou plusieurs espaces vides (*fosses temporales*) recouverts naturellement par la peau sur le vivant. Il va sans dire que l'encéphale reste toujours protégé par la capsule cartilagineuse (crâne primordial), qui s'ossifie même particulièrement, à l'intérieur de l'ensemble des os de membrane. Un caractère différentiel important, et constant chez tous les Reptiles, est la présence *d'un seul condyle occipital* au lieu de deux. Ce condyle est formé par l'accolement de deux saillies portées par les basi-occipitaux et les exoccipitaux soudés, tandis que les condyles des Batraciens sont situés sur les supra-occipitaux. La région occipitale est complètement ossifiée.

Enfin si l'on examine la base du crâne, on voit que le parasphénoïde, os de membrane des Batraciens, manque toujours chez les Reptiles. Il est remplacé par le *basisphénoïde*, aussi impair et médian, mais provenant de la capsule cartilagineuse.

Formation des fosses temporales (1). — I. On connaît quelques Reptiles où la face supérieure du crâne, *abstraction faite de la région occipitale*, est identique à celle des Batraciens Stégocéphales. Ce sont *Chilonyx*, *Pariotichus*, *Pantylus*, *Cope* et probablement *Pareiasaurus* Ow. Il est à remarquer que les trois premiers, datant du Permien, sont parmi les plus anciens Reptiles

(1) Cope, *Trans. Amer. Phil. Soc.* 1892. Nous nous écartons ici un peu des conclusions de l'auteur américain, parce que l'homologie qu'il admet pour divers os, et en particulier le supra-temporal, paraît sujette à discussion.

connus. Le quatrième date probablement du Trias (Karoo-formation de l'Afrique australe). Ces quatre formes ont la surface supérieure du crâne continue, et le squamosal s'étend jusqu'au bord postérieur (fig. 435). Le crâne présente aussi la même conformation chez quelques *Chéloniens* (Athèques) que nous considérons comme les formes inférieures de leur groupe.

II. Le stade le plus voisin du précédent est réalisé chez les *Ichthyoptérygiens* et le genre de Crocodiliens *Aëtosaurus*, du Trias, pour lequel on a fait le sous-ordre des *Pseudosuchia* (fig. 452) : chez eux le supra-temporal existe encore, mais un orifice se forme de chaque côté entre le pariétal en dedans et le postfrontal et le squamosal en dehors. C'est la *fosse temporale supérieure*. Le bord externe de cette fosse est ici formé par plusieurs os (post-

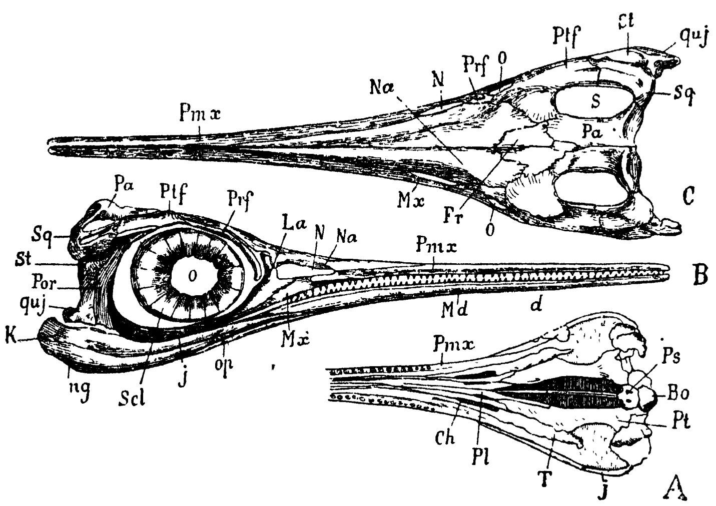


Fig. 431. — Crâne d'*Ichthyosaurus acutirostris* Ow. Lias de Curcy. — A, face inférieure; B, vu de côté; C, face supérieure. — Orifices : N, narine; O, orbite; S, fosse temporale; *Ch*, ouverture interne des fosses nasales (choanes). — Crâne : P*mx*, prémaxillaire; M*x*, maxillaire; N*a*, nasal; P*rf*, préfrontal; F*r*, frontal: P*tf*, postfrontal; S*t*, supra-temporal; S*q*, squamosal; Q*uj*, quadratojugal; P*a*, pariétal; L*a*, lacrymal; P*or*, postorbital; P*l*, palatin; T, transverse; P*sph*, présphénoïde; B*o*, basi-occipital; P*t*, ptérygoïde. — M, *Mâchoire inférieure;* K, supra-angulaire; *ang*, angulaire; *op*, operculaire; *d*, dental (B, C, d'après Deslongchamps, emprunté à Zittel).

frontal, supra-temporal, squamosal, quadratojugal). La face supérieure d'*Ichthyosaurus* (fig. 431, C) ne diffère de celle d'*Archegosaurus* que par l'existence de cette fosse, et aussi par le fait que les orbites énormes sont reportées sur le côté par le grand développement du postfrontal, ce qui fait que les os latéraux (jugal, ptérotique), ne sont pas visibles par-dessus.

III. Les *Théromorphes*, chez qui la forme du crâne est bien plus racourcie, et qui ont les orbites à la face supérieure, ne diffèrent typiquement des Ichthyoptérygiens que par la disparition du supra-temporal (fig. 436). Les *Sauroptérygiens* se rapportent aussi à ce type (fig. 444).

IV. Un certain nombre de *Chéloniens* (*Trionyx*) restent aussi à ce stade : le supra-temporal manque, et l'arcade, fort mince, est formée par le jugal et le quadratojugal qui vient s'ajuster en arrière au squamosal. La fosse se prolonge en une gouttière profonde où se voient les os de la région otique

et la partie postérieure du crâne, entrant en régression, présente de chaque côté une profonde échancrure.

V. Chez les *Rhynchocéphales* apparaît dès le Permien la deuxième arcade temporale. L'espace occupé par l'encéphale se rétrécit et la cavité temporale est séparée de l'orbite par une mince chaîne osseuse (postfrontal, posorbital, jugal). Mais ici, du postorbital part en arrière un prolongement qui

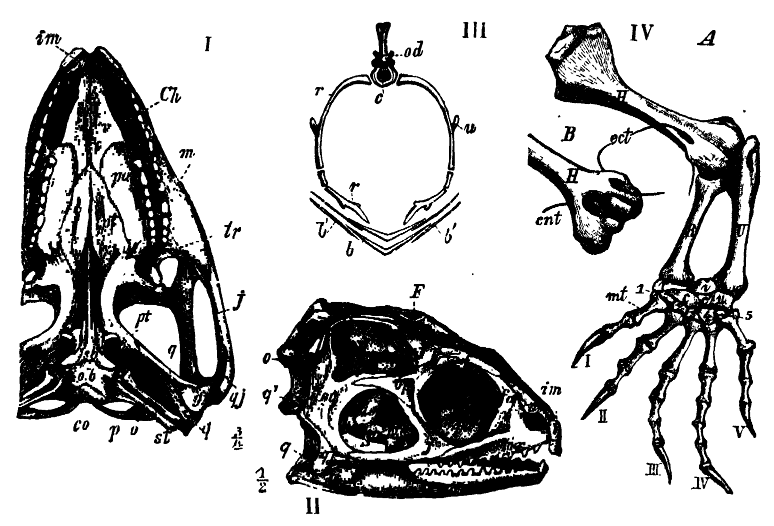


Fig. 432. — Ostéologie d'*Hatteria punctata*. — I, crâne vu par la partie inférieure : *Ch*, narines internes ; *co*, condyle occipital unique ; *g*, cavité glénoïde pour l'articulation quadrato-meckelienne ; *im*, prémaxillaire ; *j*, juga. *m*, maxillaire ; *o*, opisthotique ; *ob*, basi-occipital ; *p*, pariétal ; *pa*, palatin , *pt*, ptérygoïde ; *q*, carré ; *qj*, quadratojugal ; *sb*, basisphénoïde, avec l'apophyse para-sphénoïdale en avant ; *st*, columelle ; *tr*, transverse ; *v*, vomer.
II. Crâne vu de profil, par le côté droit : A, orbite ; F, fontanelle frontale ; N, fosse nasale ; S, S', fosse temporale ; *a*, angulaire ; *as*, columelle ; *d*, dentaire ; *f*, frontal ; *fa*, préfrontal ; *fp*, postfrontal ; *im*, prémaxillaire ; *j*, jugal ; *mx*, maxillaire ; *n*, nasal ; *o*, opisthotique (gauche) ; *op*, postorbitaire ; *p*, pariétal ; *pa*, palatin ; *pt*, ptérygoïde ; *q*, carré ; *q'*, carré gauche ; *qj*, quadratojugal ; *sq*, squamosal.
III. Schéma du segment vertébral (côtes et côtes abdominales) ; *c*, corps de la vertèbre ; *od*, arc supérieur ; *r*, segment vertébral ; *r'*, segment sternal de la côte thoracique ; *b*, segment impair ; *b'*, segment pair des côtes abdominales (deux par segment) ; *u*, apophyse oncinée.
IV. Patte antérieure gauche : H, humérus ; *ant*, *ect*, trous épicondyliens ; R, radius ; U, cubitus ; *r*, radial ; *u*, ulnaire ; *i*, intermédiaire ; *c*, *c'*, centraux, 1-5, carpiens ; *mt*, métacarpiens ; I-V, doigts. (GÜNTHER.)

vient s'adapter en arrière à un prolongement semblable du squamosal, et divise ainsi la fosse temporale en deux : la fosse supérieure comprise entre cette arcade et le pariétal, et la fosse inférieure, comprise entre elle et l'arcade inférieure (carré, quadratojugal, jugal, maxillaire). On peut donc considérer cette nouvelle fosse comme formée par un orifice creusé entre le squamosal et le jugal (fig. 432, I).

VI. Les deux fosses temporales existent normalement chez tous les autres Reptiles et l'on peut dire que le type moyen des Reptiles est ainsi constitué

(Dinosauriens, Crocodiliens, fig. 457). Mais de plus il peut apparaître parfois une nouvelle fosse, dite *post-temporale*, provenant du dédoublement de la fosse sus-temporale par une nouvelle anastomose entre le squamosal et le pariétal.

VII. Le type normal à deux arcades peut maintenant subir des réductions. C'est ainsi que chez les *Lacertiliens* l'arcade inférieure n'est pas complète : le jugal est en effet interrompu et ne va rejoindre ni le postfrontal ni le carré, de sorte que la fosse temporale inférieure est ouverte en bas largement, et communique en avant avec l'orbite.

VIII. Chez les *Ophidiens* la régression frappe de plus l'arcade supérieure, de sorte qu'il n'y a plus qu'une énorme cavité ouverte de chaque côté, et correspondant à l'orbite, deux fosses temporales réunies.

IX. Enfin chez les *Crocodiliens*, les *Dinosauriens*, les *Ptérosauriens*, apparaît une nouvelle fosse, la *fosse lacrymale*, située en avant de l'orbite. Elle entame le maxillaire et le lacrymal. Dans les types très dérivés, elle communique avec l'orbite. Ces formes ont en général les deux fosses temporales, ce qui, avec les cavités sensorielles, porte à *10* le nombre des cavités du crâne. Il n'y a exception que pour les Crocodiliens inférieurs.

Face inférieure. — En comparant la base du crâne ou voûte palatine des Reptiles à celle des Batraciens, on voit qu'elle est beaucoup mieux fermée, par suite du plus grand développement des os homologues. Néanmoins il reste constamment un orifice de chaque côté, entre le ptérygoïde et le quadratojugal, comme chez les Batraciens. Sur la ligne médiane, la voûte osseuse est presque toujours continue : ce fait tient à ce que les vomers, les palatins et les ptérygoïdes de chaque côté viennent s'adapter avec leur congenère. Il y a exception pour les *Ichthyoptérygiens* où les ptérygoïdes restent écartés et laissent un long espace de chaque côté d'un long prolongement antérieur du basisphénoïde (le présphénoïde). La voûte palatine des Ichthyosaures est donc aussi la plus voisine de celle des Batraciens (fig. 431, A). Mais déjà chez ces animaux apparaît un os nouveau, qui se retrouve partout sauf chez les Chéloniens et quelques Ophidiens. C'est *l'os transverse* qui unit le ptérygoïde au maxillaire : il est spécial aux Reptiles.

Enfin fréquemment un os spécial va encore du pariétal au ptérygoïde : c'est la *columelle* ou *épiptérygoïde* (Lacertiliens, Chéloniens).

L'*os carré*, qui forme l'angle postérieur du crâne, sert à l'articulation de la mâchoire. Il est fixe en général, mais devient mobile chez les Ophidiens.

Nous verrons, à propos des *Crocodiliens*, comment, dans l'intérieur de cet ordre, la structure de la voûte palatine se modifie graduellement pour arriver à la délimitation des *fosses nasales*.

Ceintures. — La *ceinture scapulaire*, dans les types les plus primitifs comme les Rhynchocéphales, les Ichthyoptérygiens, diffère peu de celle des Stégocéphales. Elle comprend en avant une *clavicule* allongée, et un *coracoïde* aplati, en arrière un *scapulum* allongé. La clavicule est en relation avec un *épisternum* (inter-claviculaire) médian, en forme de T. Le membre supérieur s'articule dans la cavité formé à l'union du coracoïde et du scapulum.

Un *précoracoïde* distinct se voit chez les Théromorphes, où il est uni au scapulum et au coracoïde par des sutures. Cet os se soude ensuite soit au scapulum (Chéloniens), soit au coracoïde (Lépidosauriens).

Un *sternum* proprement dit (préformé à l'état cartilagineux) tend à s'ossifier dans les types élevés, et il en résulte la réduc-

tion de l'épisternum (os de membrane). La clavicule manque parfois (Crocodiliens, Ptérosauriens, Plésiosauridés).

La *ceinture pelvienne* dérive aussi du type très simple des Amphibiens. Chaque moitié se compose de trois os formant trépied, leur réunion constituant la *cavité cotyloïde* ou *acetabulum* où s'articule le fémur. L'*iléon* est ordinairement dirigé en arrière et s'adapte aux apophyses transverses du sacrum; en avant est l'*ischion* et en bas le *pubis*. Nous verrons des différences essentielles s'accuser chez les Dinosauriens qui annoncent les Oiseaux à cet égard.

Membres. — Le type généralisé, indifférencié, se rencontre chez les Rhynchocéphales qui ont cinq doigts à chaque main : le *carpe* présente *deux os centraux* et chaque métacarpien s'articule à un carpien distinct (fig. 432, IV).

Il est singulier de constater que l'humérus ne présente de condyles articulaires saillants ou trochlées que chez des types très primitifs (Rhynchocéphales, Anomodontes) et les Lacertiliens. Il présente toujours au moins un trou pour le passage de l'artère fémorale. Dans les types primitifs (Thériodontes), ce foramen est situé en face du cubitus (foramen *entépicondylaire*) : c'est aussi le cas des Mammifères inférieurs. Mais ordinairement il est en face du radius (foramen *ectépicondylaire*). Les Rhynchocéphales seuls ont les deux en même temps (fig. 432, IV, *ent*, *etc*) ; il manque enfin quelquefois.

Le *tarse* présente en général un degré plus ou moins avancé pour la coalescence des os : le central (naviculaire) n'est distinct que dans les types primitifs (Théromorphes, Protorosauriens, Ichthyoptérygiens) ; les os de la première rangée du tarse sont réduits à deux (*astragale* et *calcaneum*) dans les types élevés de Reptiles, comme chez les Mammifères.

Les variations subies par le type général sont dues aux causes suivantes :

1° La réduction du nombre des doigts, au membre postérieur (4 : Crocodiliens, 3 : *Iguanodon*, etc.)

2° La réduction du membre tout entier dans les formes adaptées à la reptation. On peut suivre tous les degrés de cette réduction chez divers Lacertiliens fossiles (Pythonomorphes) ou même vivants (*Chalcis*, *Anguis*, etc.). Les membres et les ceintures manquent complètement chez les Ophidiens.

3° L'adaption du membre à divers modes de locomotion.

A. Les Reptiles nageurs (Ichthyoptérygiens, Sauroptérygiens) ont les membres transformés en palettes natatoires. Tous les os sont raccourcis et s'ajustent les uns aux autres de manière à

former une lame continue et flexible, mais où les mouvements de latéralité des parties sont impossibles (fig. 439, A, B).

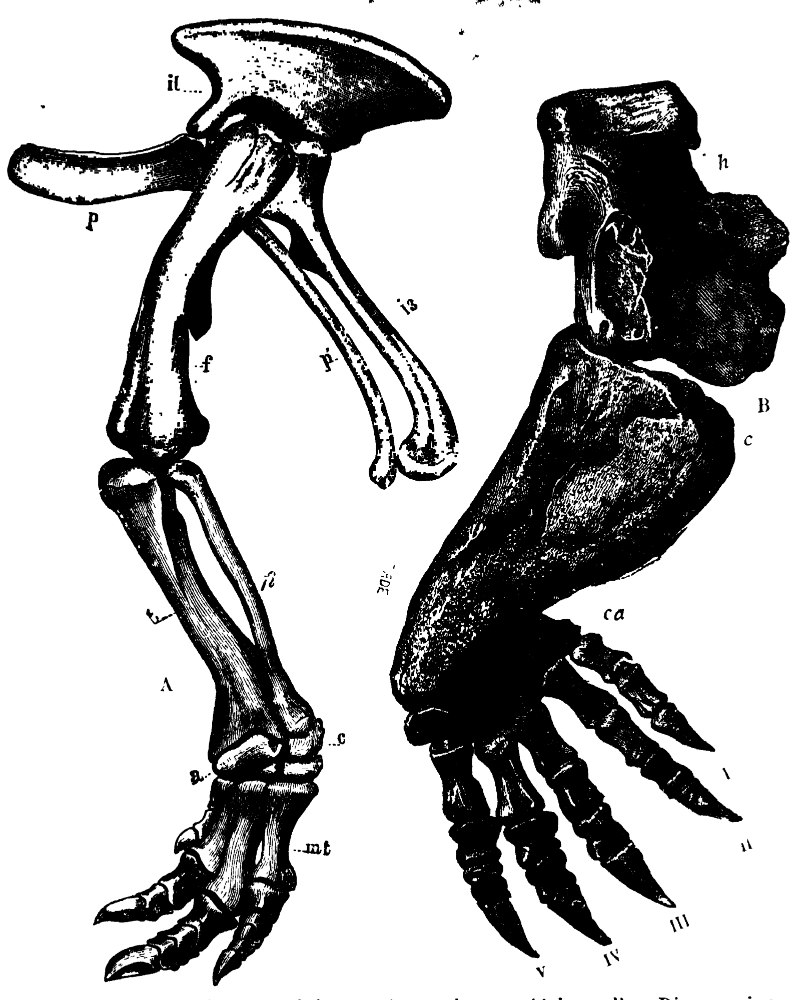


Fig. 433. — A, ceinture pelvienne et membre postérieur d'un Dinosaurien (*Camptonotus dispar*) : *il*, ilion ; *is*, ischion ; *p*, pubis ; *p'*, post-pubis ; *f*, fémur ; *t*, tibia ; *f*, péroné ; *a*, astragale ; *c*, calcanéum ; *mt*, métatarsien (Marsh). — B, membre antérieur gauche d'un Théromorphe (*Dicynodon*) du Trias du Cap (contre-empreinte) : *h*, humérus ; *c*, cubitus ; *ca*, carpes dont on voit les cinq os de la rangée distale ; I-V, doigts pourvus d'ongle (Owen).

B. Les Reptiles volants (Ptérosauriens) sont au contraire remarquables par l'allongement des os du membre et surtout des phalanges du cinquième doigt du membre antérieur qui prend une

longueur démesurée et sert à l'insertion d'une membrane alaire (fig. 455).

Dents. — Les dents des Reptiles sont en général, comme celles des Batraciens, toutes semblables, coniques et non insérées dans des alvéoles. On les trouve tantôt sur une rangée, sur les mâchoires, tantôt aussi sur les palatines et les ptérygoïdes. Dans le

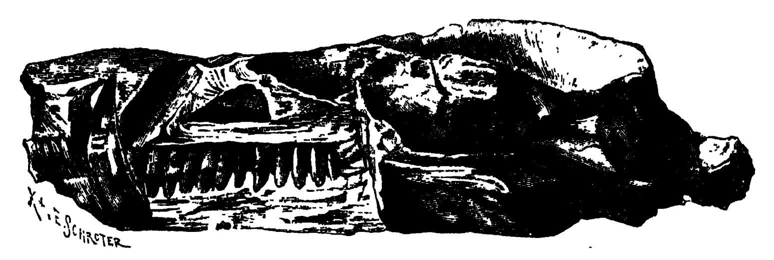


Fig. 434. — Crâne de *Galesaurus* vu de profil, montrant les incisives, les canines et les molaires. Trias du Cap (Owen).

premier cas, elles sont *acrodontes* si elles s'insèrent sur la crête de la mâchoire, ou *pleurodontes*, si elles sont disposées sur son côté interne. Parfois (Ichthyopttérygiens) elles sont logées dans un sillon longitudinal; chez les Crocodiliens, les Ptérosauriens et les Dinosauriens elles sont insérées séparément dans des alévoles (*thécodontes*). Quelques Théromorphes (Thériodontes) ont seuls des dents de plusieurs sortes, et annoncent ainsi les Mammifères (fig. 434). Les Chéloniens n'ont pas de dents : la mastication est effectuée par un *bec* ou revêtement corné qui recouvre les mandibules et les mâchoires et qu'on retrouve chez les Oiseaux.

Encéphale des Reptiles fossiles. — Nous savons que la capsule encéphalique est souvent ossifiée d'une manière complète chez les Reptiles. Comme d'autre part, chez ces animaux, la capsule se moule très exactement sur l'encéphale qui en occupe toute la cavité, ce qui n'a pas lieu chez les Poissons, le moulage de cette cavité donne des indications très précises sur la constitution de l'encéphale lui-même. On a réussi par suite à se rendre compte de cette constitution dans plusieurs formes éteintes.

1° *Sauroptérygiens*. — La forme la plus ancienne et la plus intéressante à ce point de vue est *Nothosaurus*, Sauroptérygien primitif du Trias, étudié par Koken. Malheureusement le travail définitif et les figures de cet auteur n'ont pas encore paru. Nous savons seulement que le cerveau antérieur est très faiblement développé, sauf les lobes olfactifs (*rhinencéphale*) qui se prolongent très loin en avant, protégés par une gaine osseuse, jusque dans le voisinage des narines. L'œil pinéal devait être bien développé, et sa connection avec le cerveau est connue. En revanche l'hypophyse n'existe pas et il n'y a même pas d'infundibulum. Le chiasma des nerfs optiques, un peu en avant de la région du trijumeau, est nettement imprimé sur le plancher de la cavité. Les lobes optiques sont fortement développés ; il en est de même du bulbe rachidien. Une production spéciale, très remarquable, est constituée par une paire d'appendices latéraux volumineux, dépendant du

cerveau postérieur, dans la région du vague : ces prolongements sont clos et ne donnent issue à aucun nerf.

L'oreille a pu fournir de belles préparations. L'oreille interne est profondément située, près du cerveau ; on peut voir une partie des canaux semi-circulaires.

2° *Théromorphes.* — Chez *Galesaurus*, Thériodonte du Trias du Cap, Seeley a pu observer l'empreinte des trois canaux semi-circulaires, situés dans des plans rectangulaires. Malheureusement l'ossification de la capsule encéphalique n'est pas assez avancée chez les Théromorphes pour qu'on puisse avoir des détails sur l'organisation de leur encéphale.

3° *Dinosauriens.* — Marsh a pu obtenir de beaux moulages de la boîte crânienne de divers Orthopodes, en particulier *Stegosaurus* et *Triceratops*. L'encéphale de *Stegosaurus* est remarquable par son extrême petitesse et l'absence de toute espèce de saillie à sa surface ; on voit en avant les lobes olfactifs, plus loin les nerfs optiques, et, après un rétrécissement, le cerveau postérieur, sans lobes distincts, et non séparé du bulbe rachidien. La moelle épinière va en se renflant d'avant en arrière, et, à l'intérieur du sacrum le canal neural est plus de dix fois plus gros que la cavité encéphalique. Ce fait est en relation avec le développement énorme du membre postérieur qui supporte la plus grande partie du poids du corps. Rien ne prouve d'ailleurs que cette cavité fût occupée tout entière par de la substance nerveuse.

Le crâne de *Triceratops* est beaucoup plus volumineux par rapport au reste du corps, mais la cavité encéphalique est encore très réduite. Les lobes olfactifs se prolongent encore très loin en avant, et le cerveau antérieur est très petit par rapport au reste de l'encéphale. Il n'y a pas de sillon entre les diverses parties de l'encéphale, ni entre celui-ci et le bulbe rachidien. En revanche, l'hypophyse est extrêmement développée. On sait que l'épiphyse (œil pinéal) n'existe pas chez les Dinosauriens. Une différence importante avec *Stegosaurus* consiste en ce que le canal rachidien ne se renfle pas au niveau du sacrum (fig. 462).

Il nous paraît évident que ce type d'encéphale indique une régression très prononcée et non un état primitif ; les 5 vésicules primordiales mêmes sont tout à fait effacées, et ce fait contraste avec l'élévation organique indiquée par les diverses parties du squelette, et surtout les membres. Ces animaux étranges étaient manifestement dégradés, et il n'est pas étonnant qu'ils aient disparu après une courte apparition dans une région très restreinte.

4° *Ptérosauriens.* — Les Ptérosauriens nous montrent tout au contraire un type d'une élévation organique remarquable (fig. 455, B) : leur encéphale très volumineux fait manifestement la transition entre celui des Crocodiles et celui des Oiseaux, déjà fort voisins l'un de l'autre, de sorte que les Ptérosauriens nous apparaissent, sous ce rapport comme sous bien d'autres, les Reptiles les plus élevés et les plus voisins de la souche reptilienne qui a dû donner naissance aux Oiseaux. Les hémisphères sont très volumineux et les lobes olfactifs très courts. Les lobes optiques sont séparés par un cervelet bien développé, et accompagnés en arrière de *flocculi* (Seeley et Newton).

5° *Crocodiliens.* — Ajoutons enfin que M. Lemoine a pu étudier la cavité encéphalique d'un Gavial du Danien (*G. macrorhynchus*). L'encéphale est construit comme chez les types vivants du genre, mais les hémisphères sont bien moins développés.

§ 2. — **Classification.**

Nous avons vu que les Reptiles constituent un groupe très polymorphe. Le nombre des ordres qui le composent doit donc être très considérable. Quelques-uns de ces ordres sont nettement délimités, et définis par des adaptations spéciales (Ichthyoptérygiens, Sauroptérygiens, Chéloniens, Ptérosauriens). Mais les autres, très distincts si l'on examine leurs formes terminales, le sont beaucoup moins si l'on s'adresse aux formes anciennes, plus généralisées. La place de quelques-unes de ces dernières est encore

discutée, d'autant plus que ce sont naturellement les plus rares et les plus mal connues.

L'existence de formes généralisées à la base de plusieurs ordres a conduit de nombreux auteurs à grouper en branches ou séries les ordres ayant une origine commune. C'est à ce sujet que les divergences sont les plus grandes, et rien de définitif n'a été dit, de sorte que nous ne croyons pas devoir faire figurer un tel groupement en séries dans le tableau de classification. Nous mettrons seulement en évidence les analogies et les différences qui existent entre les ordres les plus voisins.

1er Ordre. — THÉROMORPHES.

Reptiles marcheurs, carnassiers, à dents dissemblables dans des alvéoles, ou réduites à 2, ou nulles. 0 ou 1 fosse temporale. Os carré immobile. Vertèbres amphicœliques. Ischion et pubis soudés. Foramen entépicondylaire à l'humérus. Un os central au tarse.

L'ordre des *Théromorphes* ou *Anomodontes* (sens. lat.) est un groupe assez hétérogène, dont tous les membres présentent à un haut degré le caractère de types synthétiques. Par la plupart de leurs caractères ils se rapprochent surtout des Reptiles inférieurs (Rhynchocéphales), mais ils ont aussi des analogies avec les Batraciens, et, ce qui est plus curieux, avec les Mammifères.

Les analogies avec les Batraciens Stégocéphales doivent être cherchées surtout dans le groupe le plus inférieur et le moins spécialisé, celui des *Cotylosauriens :* ces Reptiles rappellent en effet les Stégocéphales par les vertèbres amphicœliques, parfois même perforées par la corde dorsale persistante, par la forme du crâne, où la région postéro-latérale est étalée au lieu de descendre verticalement. Il n'y a pas de fosse temporale. Le foramen pariétal est large et il existe un os supra-temporal distinct. Les os sont profondément sculptés et présentent des canaux muqueux. Il existe même des intercentra et le bassin s'articule avec la première seulement des vertèbres sacrées. Il n'y a pas de trou obturateur entre l'ischion et le pubis. Enfin les dents sont toutes semblables; elles présentent toutefois ce caractère particulier d'être logées dans des alvéoles.

Par tous ces caractères les Cotylosauriens sont identiques aux Stégocéphales, et d'une manière plus précise, aux Archégosauriens. Mais il est à remarquer que d'autres caractères leur sont communs avec des Reptiles bien caractérisés, par exemple, la disposition de la région occipitale à un seul condyle divisé en 3. Nous sommes donc en présence d'un type de passage bien caractérisé, et nous admettrons avec Baur, Seeley, Cope, que les Cotylosauriens, descendants directs des Stégocéphales, sont les plus inférieurs des Reptiles.

Si l'on s'adresse aux autres Théromorphes on voit s'atténuer

quelques-uns des caractères d'infériorité organique. Ainsi chez *Procolophon*, les interclaviculaires sont réunis sur la ligne médiane et forment un véritable épisternum ; le précoracoïde et le coracoïde se soudent, et la ceinture scapulaire est semblable à celle d'*Hatteria*. Les dents commencent à se différencier.

On arrive ainsi aux *Thériodontes* et aux *Dicynodontes* qui s'éloignent encore du type des Stégocéphales : le crâne présente une large fosse temporale avec une seule arcade, et est dépourvu de sculptures et de canaux muqueux. Pas de foramen pariétal. L'iléon s'articule aux deux vertèbres sacrées, le foramen obturateur apparaît au bassin.

A mesure qu'on s'éloigne du type des Amphibiens, on se rapproche au contraire de celui des Mammifères inférieurs et en particulier des Monotrèmes. Dans son ensemble, le groupe des Théromorphes a plusieurs caractères communs avec les Monotrèmes : nous verrons à propos des Mammifères comment a pu se faire la modification du crâne d'un type à l'autre et en particulier comment a pu s'opérer, à partir des Dicynodontes, la transformation du condyle occipital unique en deux condyles.

Les ceintures ont la plus grande analogie, en particulier par la réduction du coracoïde et l'importance du précoracoïde largement uni au scapulum ; le foramen obturateur est nul ou très réduit ; le nombre des phalanges est le même. Mais l'un des caractères les plus importants est tiré du polymorphisme des dents. Elles sont encore toutes semblables chez les Paréiasauriens, mais déjà logées dans des alvéoles. Chez *Procolophon* les dents postérieures se différencient, et chez les Thériodontes, la dentition rappelle tout à fait celle des Mammifères carnivores : de chaque côté se trouve un fort crochet (*pseudo-canine*), qui sépare les dents antérieures, aiguës mais simples (*pseudo-incisive*), des dents postérieures (*pseudo-molaires*), qui sont souvent pourvues de plusieurs pointes latérales ou *cuspides*.

En somme, malgré les caractères d'infériorité tels que la perforation des vertèbres, le petit nombre des vertèbres sacrées, etc., qui rapprochent les Thériodontes des Rhynchocéphales, ce sont les Reptiles les moins éloignés des Mammifères inférieurs et ils sont probablement voisins des ancêtres de ces derniers.

Nous allons voir enfin que dans chacun des sous-ordres dont nous venons de parler, il existe des types très aberrants qui renferment les formes les plus différenciées de l'ordre, et qui ne paraissent pas avoir laissé de descendants : ce sont les *Clepsydropsidés*, les *Dicynododontidés* et enfin les *Placodontidés*, placés tout à fait à part.

1er SOUS-ORDRE. — COTYLOSAURIENS (PARÉIASAURIENS) (1).

Formes très inférieures, rappelant les Stégocéphales. L'existence d'un seul condyle occipital (trilobé) suffit cependant à montrer leur caractère de Reptiles. Pas de fosse temporale. Notochorde persistante.

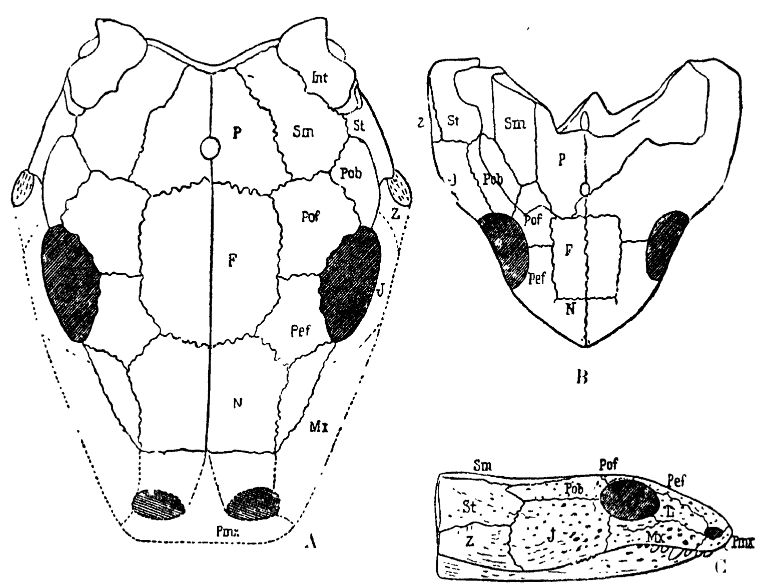


Fig. 435. — Crânes de Cotylosauriens. — A, *Chilonyx rapidens* Cope. — B, C, *Pantylus cordatus* Cope, Permien du Texas. — *Int*, intercalaire (portion du squamosal ?); *Sm*, squamosal; *St*, supra-temporal; *P*, pariétal; *F*, frontal; *Pof*, postfrontal; *Pob*, postorbital; *Z*, quadrato-jugal; *J*, jugal; *Pef*, préfrontal; *N*, nasal; *Mx*, maxillaire; *L*, lacrymal; *Pmx*, prémaxillaire (Schémas de Cope).

Pareiasaurus Ow. Trias de l'Afrique australe. *Pantylus* Cope, *Chilonyx* Cope, Permien d'Amérique (fig. 435).

2e SOUS-ORDRE. — PROCOLOPHONIENS (2).

Formes synthétiques, intermédiaires entre les Paréiasauriens (crâne), les Rhynchocéphales (ceinture scapulaire, membres), et les Thériodontes. Dents sur les ptérygoïdes et le vomer. Pas de fosse temporale.

Genre unique: *Procolophon* Ow. Trias du Cap.

(1) Seeley, *Phil. Trans.* 1888. — Cope, *American Natur.* 1889.
(2) Seeley, *Phil. Trans.*, 1890, p. 269.

3e SOUS-ORDRE. — THERIODONTES.

Formes présentant des caractères de Mammifères. Condyles exoccipitaux. Dents différenciées. Une fosse temporale.

Galesaurus Ow., *Cynodraco* Ow. (GALÉSAURIDÉS), ont des molaires tricuspides rappelant celles des félins. *Lycosaurus* Ow. (GENNÉTHOTHÉRIENS) a les molaires coniques et recourbées (Trias du Cap).

Les CLEPSYDROPSIDÉS présentent une anomalie tout à fait étrange. Les apophyses épineuses, déjà longues chez *Clepsydrops* Cope, se prolongent chez *Dimetrodon* Cope d'une manière démesurée en une tige grêle qui peut dépasser dix fois le diamètre du corps vertébral. Chez *Naosaurus* Cope, ces épines portent sur leurs côtés des expansions perpendiculaires.

Enfin *Empedias* Cope (DIADECTIDÉS) se distingue par ses molaires tricuspides, mais comprimées dans le sens transversal.

Ces dernières formes sont du Permien et du Trias, en Amérique. Quelques genres spéciaux se rencontrent encore dans le Permien de Russie.

4e SOUS-ORDRE. — DICYNODONTES (*ANOMODONTES*, S. *str.*)

1 ou 0 dent à chacune des mâchoires supérieures. Mâchoire inférieure dépourvue de dents. Une fosse temporale.

Les Dicynodontes, Reptiles de grande taille, sont les plus spécialisés des Théromorphes: ils forment un petit rameau issu des Paréiasauriens. Ils en diffèrent d'abord par l'ossification complète des vertèbres et la présence d'une fosse temporale. Le sacrum se compose de 4 à 5 vertèbres. La forme générale de la tête rappelle un peu celle des Chéloniens : elle se termine brusquement en avant, et les mâchoires, à bords tranchants, devaient porter un bec corné. Le scapulum, le coracoïde et l'humérus sont remarquablement élargis, et rappellent beaucoup les os homologues des Monotrèmes. Cela est vrai surtout pour le bassin qui n'a son analogue dans aucun autre groupe de Reptiles. Les 3 os qui le composent sont soudés en un os unique, perforé d'un trou (foramen obturateur) qui peut manquer complètement. Ces os s'adapte de chaque côté au sacrum.

La comparaison du crâne des Dicynodontes avec celui des Mammifères, connue surtout par les beaux travaux d'Owen et de Seeley, sera faite dans le chapitre relatif à ces derniers animaux.

Dicynodon Ow. a de chaque côté à la mâchoire supérieure,

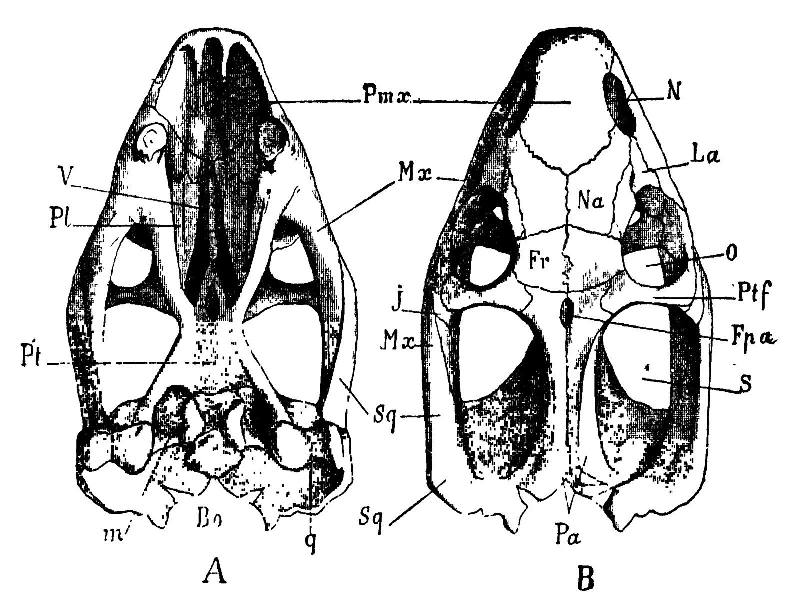


Fig. 436. — Crâne des Dicynodontes. — A, face inférieure; B, face supérieure. — N, narine; O, orbite; S, fosse temporale; *Fpa*, foramen pariétal; *Pmx*, prémaxillaire; *Mx*, maxillaire; *Na*, nasal; *La*, lacrymal; *Fr*, frontal: J, jugal; *Pof*, postfrontal; *Sq*, squamosal; *Pa*, pariétal; *q*, carré; *m*, malleus, os considéré par Seeley comme l'équivalent de celui des Mammifères · *Bo*, basi-occipital; *Pt*, ptérygoïde; *Pl*, palatin ; V, vomer (SEELEY).

une très forte défense. *Udenodon* Ow. est dépourvu de dents ; enfin *Endothiodon*, dont le crâne ressemble à celui d'*Udenodon*,

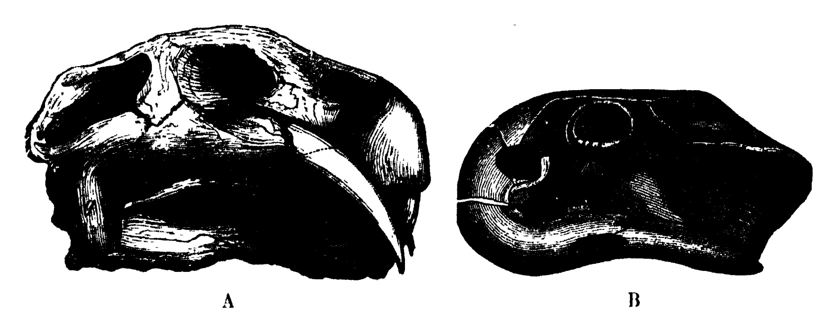


Fig. 437. — Anomodontes du Trias de l'Afrique Australe. — A, *Dicynodon feliceps* Ow. *q*, os carré. — B, *Oudenodon Baini* Ow. (OWEN).

présente aux deux mâchoires une ou plusieurs rangées de dents cylindriques.

Appendice aux Théromorphes. — Placodontidés.

Le genre *Placodus* Ag. du Trias d'Allemagne a été longtemps classé parmi les Poissons, à cause de ses dents plates, en forme de meule et en petit nombre, qui sont disposées sur toute la surface de la bouche. Ces dents, de couleur foncée, ont des stries qui rappellent de près ce qu'on voit chez divers Squaloïdes. Mais à la partie antérieure de chaque mâchoire se trouvent de plus 6 grosses dents allongées, émoussées, qui n'ont pas leur analogue chez les Poissons. Le crâne est court, élevé, et ne rappelle en rien celui des Poissons. Par une exception unique dans la classe des Reptiles, il présente 2 condyles occipitaux comme les Mammifères (Seeley, 1890). Le reste du corps est inconnu.

La place de *Placodus* dans la série est tout à fait incertaine. On tend à le rapprocher soit des Sauroptérygiens, soit des Théromorphes (Owen).

2e Ordre. — ICHTHYOPTÉRYGIENS (*ICHTHYOSAURIENS*) (1).

Reptiles carnivores caractérisés par une tête volumineuse terminée par un long museau, un cou très court, un tronc large, une longue queue ; pattes transformées en palettes natatoires.

Une seule arcade temporale. Os carré fixe au crâne. Vertèbres amphicœliques. Corps terminé par une nageoire.

Les Ichthyosauriens constituent un groupe très homogène, où les variations sont très peu étendues, mais qui a joué un très grand rôle dans l'époque jurassique par le nombre considérable des individus et par leur grande taille. Ils peuvent atteindre 13 mètres de long.

L'abondance et la bonne conservation de leurs débris dans les sédiments de l'Europe occidentale ont permis aux anciens naturalistes de les étudier avec précision, et déjà Cuvier, de Blainville, Owen, avaient des notions très nettes sur leur ostéologie (2).

Les Ichthyosauriens sont des Reptiles encore très voisins du type primitif, mais spécialisés par l'adaptation à la vie aquatique et le régime carnivore. La forme générale du corps (fig. 438) suffit à les distinguer de tous les autres Reptiles. La tête volumi-

(1) Lydekker, *Catal. foss. Reptilia British Museum*, II, 1889.

(2) Lire dans Gaudry, *Enchaînements du monde animal, Fossiles secondaires*, l'histoire curieuse de leur découverte par Baier en 1708.

neuse et attachée au thorax par un cou très court se prolonge loin en avant, par suite de l'allongement exceptionnel des intermaxillaires (fig. 431). La bouche s'étend en arrière jusqu'à l'extrémité de la tête, et la mâchoire inférieure s'articule à un os carré de petite dimension et immobile. Les orbites sont énormes, disposées sur les côtés de la tête et à peine visibles d'en haut. On y trouve constamment un anneau de plaques osseuses qui forme une sclérotique solide mais articulée. Le crâne, peu bombé, n'a qu'une arcade temporale, qui est bien plus large que les autres Reptiles à cause de la présence du *supra-temporal*, os caractéristique des Stégocéphales qu'on trouve ici pour la dernière fois. Le foramen pariétal est bien développé.

Fig. 438. — *Ichthyosaurus communis* Conyb. Lias inférieur. Lyme Regis (Owen).

Les dents sont coniques, ornées de sillons longitudinaux. Elles sont faibles, creuses et la dentine forme à l'intérieur des replis non visibles à l'extérieur qui rappellent les Stégocéphales. Ces dents toutes semblables, et en très grand nombre (180 à 200) sont logées dans des rigoles profondes, et n'existent que sur les mâchoires.

Il n'y a pas de sternum, mais la face ventrale est protégée par des côtes abdominales. Les pattes sont spécialement intéressantes : elles présentent un des types simples de spécialisation du membre en vue de la natation. L'humérus est faiblement allongé. Le radius et le cubitus, ainsi que les os du carpe et des phalanges, sont plus développés encore dans le sens transversal. Il y a 7 doigts au membre antérieur, et ils se composent d'un très grand nombre de petites pièces polygonales (jusqu'à 30) toutes semblables entre elles. Le troisième doigt peut se dédoubler. De plus, il existe un doigt supplémentaire qui est peut être représenté à l'état rudimentaire par le pisiforme des Vertébrés supérieurs (Baur). Ils étaient réunis par une membrane cutanée qui a été souvent retrouvée (Owen, Fraas, Lydekker).

L'ensemble forme une véritable palette où les éléments ne pouvaient s'écarter les uns des autres, mais qui devait être douée d'une grande flexibilité. Tandis que Gegenbaur fait dériver directement la patte des Ichthyosaures du type des Sélaciens, Baur admet qu'il s'agit là d'une adaptation secondaire, et que les ancêtres de ces animaux devaient être des Reptiles terrestres. Le type le plus ancien, *Mixosaurus*, présente en effet un degré de différenciation moins prononcé : le radius et le cubitus sont plus allongés, et ne sont pas exactement contigus. Ce type est du Trias, tandis que les Ichthyosaures vrais apparaissent dans la craie.

Le membre postérieur et sa ceinture sont moins développés.

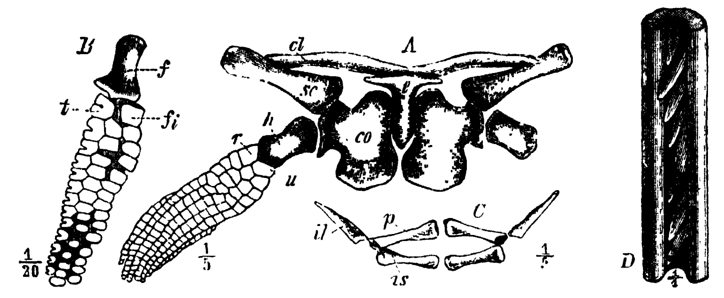


Fig. 439. — Organisation des Ichthyosaures. — A, ceinture scapulaire et membre supérieur de *I. intermedius* Conyb. — B, membre postérieur de *I. multiscissus* Quenst. — C, ceinture pelvienne de *I. intermedius*. — *cl*, clavicule ; *co*, coracoïde ; *e*, épisternum ; *f*, fémur ; *fi*, péroné ; *h*, humérus ; *il*, iléon ; *is*, ischion ; *p*, pubis ; *r*, radius ; *sc*, scapulum ; *t*, tibia ; *u*, cubitus. — D. *I. tenuirostris* Conyb., rainure de la mâchoire inférieure avec les dents. (Emprunté à STEINMANN.)

L'iléon et le pubis sont grêles ; la patte postérieure est construite sur le même type que l'autre. Chez les types plus récents (*Ophthalmosaurus*), le raccourcissement des os de la jambe atteint son maximum (Seeley).

On supposait depuis longtemps que le corps devait se terminer par une nageoire. Effectivement les musées de Munich et de Stuttgart possèdent depuis peu chacun un exemplaire où l'empreinte d'une nageoire est parfaitement visible. La colonne vertébrale se relève vers le haut, et supporte une membrane cutanée, échancrée, rappelant par la forme les nageoires hétérocerques des Poissons, mais, bien entendu, dépourvue de rayons.

On a des renseignements sur le genre de vie de l'animal. Les coprolithes volumineux, allongés, marquent la présence d'une

valvuve spirale à l'intestin. Dans ces coprolithes on a trouvé des fragments de petits Ichthyosaures. A la place où devait être l'estomac existaient des fragments de Crustacés, d'Ammonites et de Poissons. Ces faits viennent prouver la grande voracité de l'animal déjà indiquée par la simple inspection de la dentition.

Dans plusieurs individus des musées de Paris, de Londres et de Munich, etc., on peut voir à l'intérieur du corps des grands individus, des squelettes bien conservés de petits Ichthyosaures en nombre variable (de 1 à 7). On en conclut que l'animal était vivipare, car la position des petits individus et divers caractères anatomiques semblent bien indiquer qu'on a affaire à des embryons.

Les Ichthyoptérygiens apparaissent au Trias avec *Mixosaurus* Baur; *Ichthyosaurus* Kön. (sens str.), est très commun à l'époque jurassique et persiste dans le Crétacé inférieur. Les nombreuses espèces (50) se distinguent en particulier par la longueur du museau qui varie dans une large mesure, et se classent d'après le nombre des doigts en *Latipinnés* et *Longipinnés*.

Baptanodon Marsh, dépourvu de dents, représente le groupe en Amérique.

L'origine des Ichthyosaures est encore incertaine : d'après Baur, ils auraient pour ancêtres des Reptiles terrestres qu'il faudrait chercher dans le groupe des Rhynchocéphales : ils ont en effet avec ces derniers de nombreux traits de ressemblance (similitude de la ceinture scapulaire, côtes abdominales). Cependant, il nous semble que le crâne, plus voisin de celui des Stégocéphales que ne l'est le crâne des Rhynchocéphales, indique une origine indépendante et dénote une infériorité encore plus prononcée. Nous acceptons comme plus probable l'opinion de Cope qui les fait dériver des Cotylosauriens, tout en reconnaissant *Mixosaurus* et des types terrestres comme formes ancestrales du groupe.

3e Ordre. — RHYNCHOCÉPHALES.

Reptiles d'organisation très primitive, adaptés à la marche. Deux arcades temporales, vertèbres amphicœliques présentant des intercentra au moins dans les régions cervicale et caudale; os carré immobile; intermaxillaires non soudés, mais réunis par un ligament.

Le genre vivant *Hatteria* Gray (*Sphenodon* Gray) était considéré comme un Lacertilien de la famille des Iguanidés jusqu'au jour où Günther en faisant l'étude anatomique (1867) a montré

que son organisation était bien inférieure à celle des Lacertiliens (1), et qu'il fallait créer pour cet unique genre un ordre spécial, celui des Rhynchocéphales. On a fait rentrer depuis un certain nombre de formes fossiles dans cet ordre, que l'on s'accorde à considérer comme l'un des plus primitifs et les moins spécialisés de la classe entière, et celui d'où sont issus plusieurs autres ordres. Il est d'ailleurs le plus ancien, ayant apparu dans le Permien.

Les vertèbres amphicœliques présentent même parfois la perforation qui indique la persistance de la corde dorsale. En général, il existe des côtes ventrales. (Voir pour les descriptions du crâne, des ceintures, des membres, pages 765 et suivantes.)

1er SOUS-ORDRE. — PROGANOSAURIENS (2).

Palæohatteria Cred., du Permien de Saxe, peut être considéré comme l'un des moins spécialisé des Reptiles : la corde dorsale est persistante ; il y a des intercentra à toutes les vertèbres jusqu'au milieu de la queue; l'épisternum est très développé, les os des ceintures sont aplatis, et ceux des membres sont de simples tubes élargis comme chez les Stégocéphales, ce qui provient de la non-ossification des surfaces articulaires. Il y aurait, d'après Baur, un parasphénoïde, ce qui serait un nouveau trait de ressemblance avec les Batraciens. Le tarse a 5 os distincts à la seconde rangée. Les autres caractères sont ceux d'*Hatteria*. Ce genre important constitue pour Baur, avec *Mesosaurus* (que nous considérons avec Lydekker comme le type inférieur des Sauroptérygiens), un ordre distinct, à la base de l'ordre des Reptiles, l'ordre des *Proganosauriens*, auquel appartient aussi le genre suivant.

Callibrachion B. et Gl. (3) est le Rhynchocéphale le mieux conservé que l'on connaisse (fig. 440). Il ne manque que la partie supérieure de la tête. Il diffère de *Palæohatteria* surtout en ce que les vertèbres cervicales sont opisthocœliques, et les autres procœliques ; l'ossification est plus avancée, et la forme des os des ceintures et des membres est un peu différente. Le carpe, avec ses 5 carpiens et son os central, ressemble beaucoup à celui des Lacertiliens, dont cet animal semble être un ancêtre direct. La

(1) En particulier, il n'y a pas de caisse du tympan, pas de peigne à l'œil, pas d'organes d'accouplement.

(2) Baur, *Journ. of Morphology*, 1887. — *Amer. Journ. of Science*, 1889.

(3) Boule et Glangeaud, Le *Callibranchion Gaudryi*. *Bull. Soc. d'Hist. Nat. d'Autun*, 1893.

mandibule a probablement une apophyse coronoïde, fait très rare chez les Reptiles, et existant au contraire chez les Mammifères. Permien de Margenne près Autun.

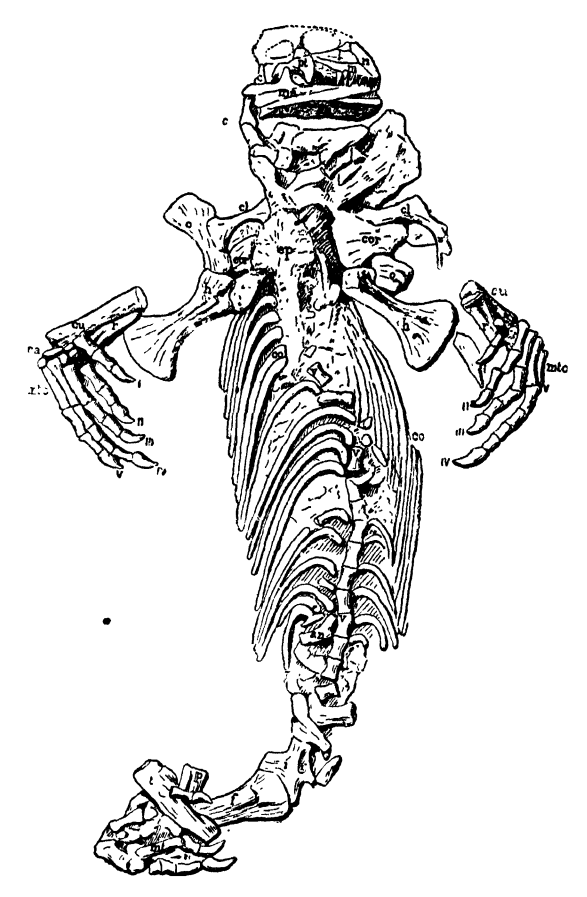


Fig. 440. — *Callibrachion Gaudryi* B. et Gl. Permien de Margenne près Autun. — *m*, maxillaire ; *n*, nasal ; *l*, lacrymal ; *pt*, ptérygoïde ; *c*, carré (?) ; *ma*, mandibule ; *vc*, vertèbres cervicales ; *v*, corps vertébraux ; *an*, arc neural ; *co*, côtes ; *cl*, clavicule ; *o*, omoplate ; *cor*, coracoïde ; *ep*, épisternum ; *h*, humérus ; *cu*, cubitus ; *r*, radius ; *ca*, carpe ; *mtc*, métacarpe ; I-V, doigts ; *i*, iléon ; *f*, fémur ; *t*, tibia ; *p*, péroné, *mt*, métatarsien (Boule et Glangeaud, figure communiquée par les auteurs).

Protorosaurus v. Mey. (Permien de Thuringe) forme pour Seeley l'ordre des *Protorosauriens* (1). Tout ce qu'on sait sur cet animal montre l'infériorité de son organisation ; malheureuse-

(1) Seeley, On *Protorosaurus Speneri*, *Phil. Trans.* 1887.

ment le crâne est très mal connu. Le membre antérieur est relativement petit, et les os sont creux. Les vertèbres cervicales sont opisthocœliques, les autres amphicœliques.

Simœdosaurus Gerv. et *Champsosaurus* Cope de l'Éocène inférieur de Reims et d'Amérique sont des Rhynchocéphales de grande taille (3 mètres) adaptés à la vie aquatique, et dont le museau s'allonge comme chez les Gavials. Ils forment la famille des SIMÆDOSAURIDÉS (1).

2e SOUS-ORDRE. — RHYNCHOCÉPHALES (*sens. str.*).

Hatteria Gray (*Sphenodon* Gray) est un type encore très généralisé, mais plus perfectionné cependant que *Palæohatteria*, comme le prouvent par exemple l'ossification des extrémités des os des membres et l'immobilité des côtes caudales. Dents acrodontes sur les os intermaxillaire, maxillaire, palatin, dental. Ce genre, très rare actuellement dans la Nouvelle-Zélande, est inconnu à l'état fossile (fig. 432).

Homœosaurus v. Meyer, *Pleurosaurus* v. M. etc. (HOMŒOSAURIDÉS), représentent le groupe dans les terrains secondaires (principalement Kimméridgien de Bavière). Ils diffèrent de *Hatteria* surtout par le fait que la mâchoire supérieure ne forme pas de bec, et par l'absence de *processus uncinati* aux côtes.

Les RHYNCHOSAURIDÉS (2), avec *Rhynchosaurus* et *Hyperodapedon* Huxley, du Trias supérieur de l'Angleterre et de l'Inde, ont un aspect curieux : la mâchoire supérieure se termine en un bec très fortement recourbé, dépourvu de dents; la mâchoire inférieure forme une fourche très prononcée, les intermaxillaires s'écartant fortement, et les deux branches sont reçues dans les fossettes sous la mâchoire supérieure. Les dents couvrent la voûte palatine, qui est solidement constituée et close.

4e Ordre. — LÉPIDOSAURIENS (*SQUAMATA*).

Reptiles couverts d'écailles épidermiques, arcades temporales très incomplètes. Vertèbres en général procœliques. Os carré mobile. Membres pouvant être rudimentaires ou nuls.

Les Lépidosauriens forment une série très naturelle, apparue à la fin de l'époque secondaire, et bien représentée à l'époque actuelle par les Lézards, les Caméléons et les Serpents. Ce sont

(1) Lemoine, Le Simœdosaure, Reptile nouveau de la faune Cernaysienne, Reims, 1884.

(2) Huxley, *Q. J. Geol. Soc.* XLIII, 1887.

les formes moyennes de l'ordre des Reptiles, plus élevées en organisation que les Rhynchocéphales dont ils dérivent manifestement.

Le squelette se déduit facilement de celui d'*Hatteria* par des modifications progressives ou régressives. Les vertèbres sont complètement ossifiées, ordinairement procœliques, sauf chez les Lacertiliens inférieurs (Ascalabotes). La boîte crânienne est tout à jour sur les côtés : l'arcade temporale inférieure en effet n'est pas fermée; l'os jugal étant interrompu en avant et le quadrato-jugal manquant. Ce processus atteint son maximum chez les Ophidiens. La voûte palatine s'ouvre plus ou moins, les ptérygoïdes ne se rejoignent pas sur toute leur longueur. D'autre part, l'os carré, suspenseur de la mâchoire, prend une importance nouvelle : il s'articule en arrière avec le crâne (opisthotique), au lieu de se souder avec lui. Il atteint une grande longueur chez les Ophidiens. Le carpe n'a qu'un os central.

Les caractères anatomiques ont depuis longtemps conduit les Zoologistes, et en particulier Huxley, à rapprocher les Ophidiens et les Lacertiliens, dont les affinités mutuelles sont beaucoup plus grandes qu'elles ne le sont avec les autres ordres de Reptiles vivants. Nous allons voir qu'un troisième groupe éteint fait la transition entre eux, de sorte que les Ophidiens peuvent être considérés comme dérivant des Lacertiliens, d'abord par la continuation du processus régressif qui donne au crâne sa grande légèreté, puis par la spécialisation plus grande des vertèbres, enfin par la suppression des membres et l'allongement du corps. Les différences anatomiques peuvent s'expliquer par des considérations analogues.

L'origine commune de tout le groupe doit probablement être cherchée dans les Rhynchocéphales jurassiques précités.

1er SOUS-ORDRE. — LACERTILIENS.

Vertèbres sans zygosphœnes. La région cervicale n'a jamais plus de 9 vertèbres. Sternum, ceintures et membres toujours présents (ces derniers parfois rudimentaires et cachés sous la peau), adaptés à la marche. Os carré articulé avec le ptérygoïde. Arcade temporale supérieure présente.

Les Lacertiliens ont encore quelques caractères d'infériorité, comme la présence de 2 vertèbres seulement au sacrum ; quelques types ont encore les vertèbres amphicœliques (*Gecko*).

Les Lacertiliens les plus connus, à vertèbres procœliques,

datent du Jurassique supérieur (*Macellodus* Ow. Purbeckien). Les formes à vertèbres amphicœliques peuvent difficilement être déterminées comme Lacertiliens ou Rhynchocéphales.

Beaucoup de formes analogues ou identiques aux formes actuelles ont été retrouvées dans le Tertiaire : ainsi *Agama* Daud., *Iguana* Laur., *Lacerta* L., *Palæovaranus* Filhol, etc., se rencontrent dans les Phosphorites du Quercy, des SCINCIDÉS (*Dracænosaurus* Pom.), des ANGUIDÉS (*Ophisaurus* Daud.), dans le Miocène de Sansan.

2e SOUS-ORDRE. — PYTHONOMORPHES (1).

Reptiles de grande taille, marins, à corps très allongés, à vertèbres nombreuses. Membres adaptés à la natation.

On peut considérer les Pythonomorphes comme des Lacerti-

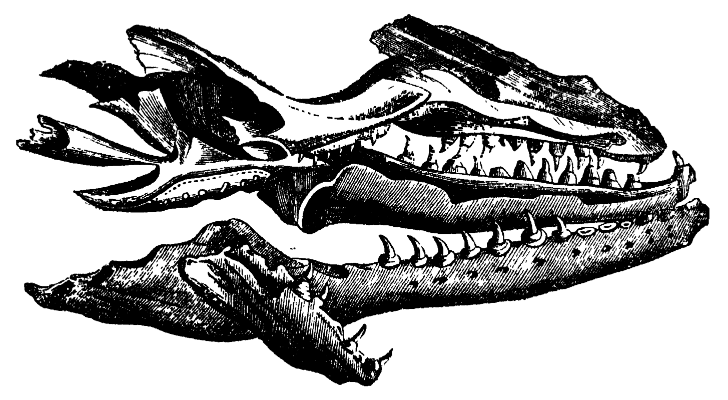


Fig. 441. — Tête du *Mosasaurus Camperi* Conyb. (Exemplaire du Muséum de Paris, étudié par Cuvier.)

liens adaptés à la vie aquatique. D'une part, le crâne est semblable à celui des Lacertiliens (*Varanus*), les dents sont acrodontes, les vertèbres procœliques. De l'autre, les membres relativement petits et dépourvus de griffes jouent le rôle de palettes natatoires ; à cet effet, les os s'aplatissent et se raccourcissent, sauf les phalanges qui deviennent nombreuses.

En regard de ces caractères qui établissent la parenté des Pythonomorphes avec les Lacertiliens, il faut en signaler d'autres qui proviennent d'un processus identique ou parallèle à celui qui a donné naissance aux Ophidiens. C'est d'abord l'augmentation excessive du nombre des vertèbres,

(1) Dollo, *Bull. Soc. Belge Géol.*, 1890.

puis la réduction des membres et des ceintures : ainsi, il n'y a pas de clavicule, de sacrum ni d'épisternum. Le bassin est réduit; la bouche peut s'ouvrir bien plus largement que chez les Lacertiliens : cela résulte de l'allongement de l'os carré qui éloigne du crâne l'articulation de la mâchoire inférieure; celle-ci présente de plus en son milieu une certaine mobilité, due à l'absence de soudure entre le dental et les os qui sont en arrière. Enfin, on voit apparaître graduellement dans la série des Pythonomorphes, les articulations supplémentaires entre les vertèbres, qui caractérisent les Ophidiens : à la base de l'arc neural, sur la face antérieure de chaque vertèbre et de chaque côté, se développe une apophyse saillante appelée *Zygosphène*, qui est reçue dans une cavité correspondante, appelée *Zygantrum*, de la face postérieure de la vertèbre précédente.

Plioplatecarpus Dollo est le terme du passage des Lacertiliens aux Pythonomorphes proprement dits : il a un sacrum formé de 2 vertèbres soudées et un épisternum. Crétacé supérieur de Hollande.

Les Mosasauridés sont connus depuis longtemps; en 1786, P. Camper découvrit dans le tuffeau de Maëstricht des ossements qu'il attribua à des Cétacés. L'exemplaire en question (*Mosasaurus Camperi* Conyb.), conservé au Muséum de Paris, fut décrit plus tard par Cuvier et rapproché des Lacertiliens (fig. 441). Les Mosasauridés sont des animaux gigantesques : *Mosasaurus* Conyb. pouvait atteindre 8 mètres. La queue comprenait jusqu'à 100 vertèbres. Les vertèbres sont dépourvues de zygosphènes, et les zygapophyses sont très développées. *Leiodon* Ow., dont les dents se trouvent communément dans le Danien, en diffère en ce que le museau se prolonge en avant par un long rostre dépourvu de dents; les arcs inférieurs ne sont pas soudées aux corps vertébraux. Chez *Platecarpus* Cope, les zygapophyses sont fortement développées, et il apparaît des zygosphènes rudimentaires. Enfin, chez *Clidastes* Cope, les zygosphènes sont très développées. Le crâne de *C. tortor* atteignait 0m,71 (fig. 442).

Les Mosasauridés sont localisés dans le Crétacé

Fig. 442. — *Clidastes tortor* Cope, très réduit. Crétacé supérieur du Kansas (Cope).

supérieur (surtout Danien), en Europe et en Amérique. Ils apparaissent dans le Cénomanien de la Nouvelle-Zélande et rayonnent ensuite en Amérique et de là en Europe (Dollo).

3e SOUS-ORDRE. — OPHIDIENS (1).

Reptiles dépourvus de membres et de ceintures, adaptés à la reptation; corps très allongé, formé de très nombreuses vertèbres toutes semblables, procœliques, pourvues de zygosphènes (fig. 443). *Pas de sacrum. Pas d'arcs temporaux ni de columelle. Os carré long, mobile, articulé avec l'opisthotique.*

Tous les Ophidiens fossiles se rapportent à des familles vi-

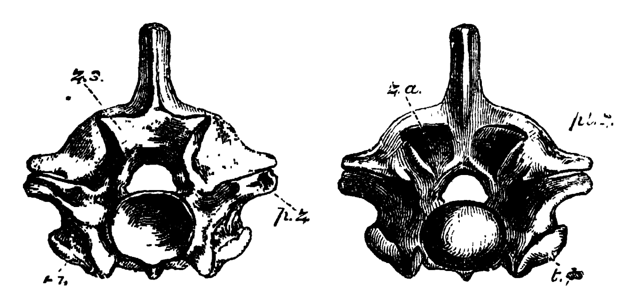


Fig. 443. — Vues antérieure et postérieure d'une vertèbre dorsale de *Python*. — *ns*, neurépine; *zs*, zygosphène; *za*, zygantrum; *tp*, apophyse transverse (HUXLEY).

vant aujourd'hui, sauf deux formes connues seulement par les vertèbres : *Symoliophis* Sauvage (Cénomanien de l'île d'Aix) est le Serpent le plus ancien connu aujourd'hui. Les zygapophyses et les zygosphènes sont très réduites.

Tous les autres Ophidiens fossiles datent du Tertiaire.

Palæophis Ow. était un Serpent de grande taille, probablement marin, dont on retrouve des vertèbres dans le London-clay et les sables de Cuise.

5e Ordre. — SAUROPTÉRYGIENS (2).

Reptiles marins, où les membres ont la forme de palettes. Cou très long, tête petite. Vertèbres faiblement amphicœliques. Une seule fosse temporale. Os carré, immobile. Ceinture scapulaire en forme d'anneau.

(1) A. de Rochebrune, Ophidiens fossiles. *Nouv. Arch. Muséum*, 1880.
(2) Lydekker, *Catal. foss. Reptilia*, *British Museum*, II, 1889.

Les *Sauroptérygiens* avaient été réunis par Conybeare aux Ichthyoptérygiens à cause de la ressemblance des membres, qui sont aussi différenciés en palettes natatoires, et l'ensemble de toutes ces formes constituait le groupe des *Enaliosauriens* ou Reptiles marins. Mais en s'en tenant même aux caractères extérieurs, de profondes différences apparaissent entre les Ichthyosaures et les Sauroptérygiens. Chez ces derniers en effet, le cou, au lieu d'être réduit à 1 ou 2 vertèbres, en comprend au moins 10, et est souvent fort long. La queue, au contraire, est beaucoup plus réduite ; elle présente des côtes et des arcs infé-

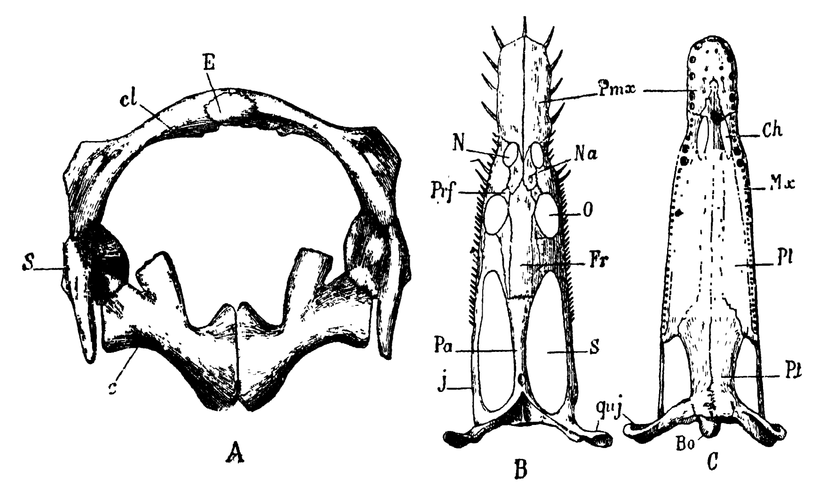


Fig 444. — Nothosauridés. — A, ceinture scapulaire de *Nothosaurus*; *e*, épisternum ; *cl*, clavicule ; *s*, scapulum ; *c*, coracoïde. — B, crâne de *Nothosaurus mirabilis* Munst. (Muschelkalk, Bayreuth), face supérieure ; N, narine ; O, orbite ; S, fosse temporale ; P*mx*, prémaxillaire ; N*a*, nasal ; P*rf*, préfrontal, P*tf*, postfrontal ; F*r*, frontal ; P*a*, pariétal ; J, jugal ; Q*uj*, quadrato-jugal. — C, le même, face inférieure ; C*h*, narines internes ; M*x*, maxillaires ; P*l*, palatin (A. ZITTEL ; B, QUENSTEDT ; C, v. MEYER).

rieurs. La tête est relativement très petite dans les Plésiosaures, où elle a une forme ovalaire, tandis que chez les types anciens (Nothosauridés) elle est plus volumineuse et allongée (fig. 444). Elle est voisine du type primitif, avec une seule fosse temporale très large, mais les frontaux et les pariétaux sont soudés sur la ligne médiane. Les orbites sont petites, situées à la face supérieure, et la sclérotique n'est pas ossifiée. Les dents, coniques et courbées, ornées de sillons, sont dans des alvéoles ; c'est la première fois que nous trouvons ce caractère chez les Reptiles.

La ceinture scapulaire présente des particularités qui ne se retrouvent dans aucun autre type : la clavicule en avant et le

coracoïde en arrière se soudent à leur congénère, et l'ensemble forme ainsi un anneau complet; l'épisternum est extrêmement réduit, et n'existe que chez les formes du Trias (fig. 444) : il a probablement complètement disparu chez les Plésiosaures. Il y a des côtes sternales et bien développées, mais pas de sternum. Le bassin est volumineux; le pubis et l'ischion, au lieu d'être grêles, s'élargissent comme l'iléon.

On voit qu'il existe des différences fondamentales entre les Sauroptérygiens et les Ichthyoptérygiens, ce qui justifie nettement pour eux la formation d'ordres distincts.

Les membres présentent comme chez les Ichthyosaures les caractères de palettes natatoires, mais sont moins éloignés du type normal : le radius et le cubitus, de même que le tibia et le péroné, sont plus longs que larges; de même l'humérus et le fémur sont relativement allongés. Il y a 5 doigts à chaque membre, et ils sont composés d'un certain nombre de petits os allongés (fig. 445).

L'évolution des Sauroptérygiens s'est produite graduellement du Trias au Crétacé. L'une des formes les plus anciennes, *Mesosaurus* Gerv., du Trias de l'Afrique australe et du Brésil, est encore si voisine des Rhynchocéphales, que sa position systématique est encore un peu douteuse. Ce genre forme pour Baur, avec *Palæohatteria*, l'ordre très primitif des Proganosauriens. Comme caractères d'infériorité, on peut citer la persistance de la notochorde, l'existence de l'épisternum, d'un 5e tarsal distinct, d'un foramen entépicondylaire à l'humérus. Mais d'autre part la structure du crâne, très allongé, rend légitime le rapprochement avec les Sauroptérygiens. La symphyse des coracoïdes est très courte; les membres n'indiquent une tendance à l'adaptation à la natation que par l'aplatissement de la partie distale de l'humérus; les os des membres sont encore très allongés, tandis que les doigts ne le sont que faiblement.

Ce caractère de faible spécialisation se rencontre encore dans la famille des NOTHOSAURIDÉS, qui ont des pattes pourvues de griffes. La tête est longue chez *Simosaurus* v. Meyer, et surtout chez *Nothosaurus* Münst. du Trias d'Allemagne; elle se raccourcit beaucoup chez *Lariosaurus* Curioni (Trias de Lombardie). Ce dernier genre mène à la famille suivante.

Les PLÉSIOSAURIDÉS se distinguent surtout par l'absence d'épisternum, la longueur de la symphyse coracoïdienne, l'absence de foramen à l'humérus, la longueur du cou. Les membres sont nettement adaptés à la vie aquatique, comme l'indiquent le raccourcissement des premiers os, l'augmentation du nombre

des phalanges qui se rapprochent les unes des autres, et l'absence de griffes. Cette famille joue un très grand rôle dans le Jurassique à partir du Rhétien et elle persiste dans le Crétacé d'Amérique (fig. 445).

Les 3 genres principaux, riches en espèces, se distinguent par la forme de la ceinture scapulaire et de la tête. *Plesiosaurus* Conyb. et *Cimoliosaurus* Leidy ont la tête petite et la symphyse des intermaxillaires courte ; *Pliosaurus* Ow. a la tête plus grande, et les intermaxillaires sont soudés en avant sur une grande longueur.

Fig. 445. — Squelette de Plésiosaure. (Cette figure montre l'allongement du cou, la petitesse de la tête et la conformation des membres.)

6e Ordre. — CHÉLONIENS.

Reptiles protégés par une carapace osseuse, ventrale et dorsale, dépourvus de dents. Os carré immobile.

Avec les Chéloniens nous nous écartons beaucoup des séries qui précèdent, et nous rencontrons des formes très spécialisées, où les relations même avec les Rhynchocéphales sont très problématiques. Les Chéloniens forment une série indépendante, dont les termes inférieurs sont inconnus. Peut-être sont-ils alliés aux Sauroptérygiens, avec lesquels ils forment pour Baur et Lydekker une branche spéciale, celle des Synaptosauriens (?).

Carapace. — Le caractère le plus saillant des Chéloniens est la présence d'une carapace osseuse inarticulée qui emprisonne tout le corps et ménage seulement un passage pour la tête, les membres et la queue, qui la plupart du temps peuvent s'y retirer complètement.

Cette cuirasse résistante et rigide n'est pas comparable morphologiquement à l'ensemble de plaques osseuses qui se déve-

loppent dans la peau, par exemple chez les Crocodiliens. La portion supérieure de cette boîte osseuse, ou *bouclier dorsal*, est constituée en effet en grande partie par des dépendances de la colonne vertébrale, des côtes, et dans quelques cas du bassin. En étudiant le développement du squelette, on voit qu'au début il n'existe pas de carapace continue; seulement les côtes s'aplatissent fortement non loin de leur tête d'insertion. En même temps les apophyses épineuses s'étalent dans le même plan. L'expansion de ces parties peut s'exagérer plus ou moins.

Dans certains cas (*Athèques*) ces expansions latérales ou *plaques costales* n'arrivent pas à se rejoindre et la région dorsale forme un grillage à jour; mais en général les plaques costales viennent se souder l'une à l'autre et forment un bouclier continu; mais la partie moyenne de chaque plaque représentant la côte proprement dite est saillante en dedans de la plaque costale, qui peut se terminer avant l'extrémité de la côte (Chélonidés, fig. 446, A). D'autres fois la plaque costale peut s'étendre aussi loin que la côte elle-même et le plastron est complètement ossifié (Testudinidés, Pleurodires, etc.).

Les vertèbres dorsales prennent seules part à cette formation, sauf la première et la dixième; il y a donc 8 vertèbres et 8 paires de côtes qui contribuent à former le plastron.

Le *bouclier dorsal* d'un Chélonien se compose des parties suivantes (fig. 446, A) : 1° une série médiane composée de 8 plaques *neurales* correspondant aux arcs vertébraux supérieurs; 2° de chaque côté, une série de 8 plaques *costales*; 3° mais en outre le bouclier vient se compléter par la formation d'os de membrane, qui se développent en cercle tout autour des parties précédentes, et constituent les plaques *marginales*. Il y en a normalement 10 à 13 paires; 4° en avant, le cercle est complété par une plaque *cervicale* qui recouvre la première vertèbre dorsale, et en arrière, par une ou plusieurs pièces *pygales* qui recouvrent la dernière vertèbre.

Le *bouclier ventral* ou *plastron* (fig. 446, B) a une origine tout à fait différente. Dans les cas de réduction maximum, il apparaît sous la forme d'un cercle formé de 4 paires d'os qui se développent en gagnant vers la ligne médiane, suivant les cas, d'une manière très inégale. Dans les types inférieurs et anciens, aucun de ces os ne vient au contact de l'os voisin. Plus tard, ils se soudent à l'os de la paire suivante, mais n'arrivent pas à se joindre sur la ligne médiane : il reste ainsi au centre du plastron un ou plusieurs espaces vides ou *fontanelles* qui souvent persistent dans la vie entière. D'autres fois, les fontanelles se com-

blent fort tard, et enfin chez *Testudo* et les *Pleurodires* elles sont fermées dès le jeune âge et le plastron est continu.

Les os qui composent le plastron sont au nombre de 8 ou 9. On trouve de chaque côté, d'avant en arrière, l'*épiplastron*, l'*hyoplastron*, l'*hypoplastron* et le *xiphiplastron*. Le premier et le quatrième sont souvent grêles et étroits, et se rejoignent sur la ligne médiane. De plus il existe souvent, surtout chez les types inférieurs, une pièce antérieure et médiane, l'*entoplastron*, qui est vraisemblablement l'homologue de l'*épisternum* des Reptiles primitifs. L'épiplastron de son côté est homologue de

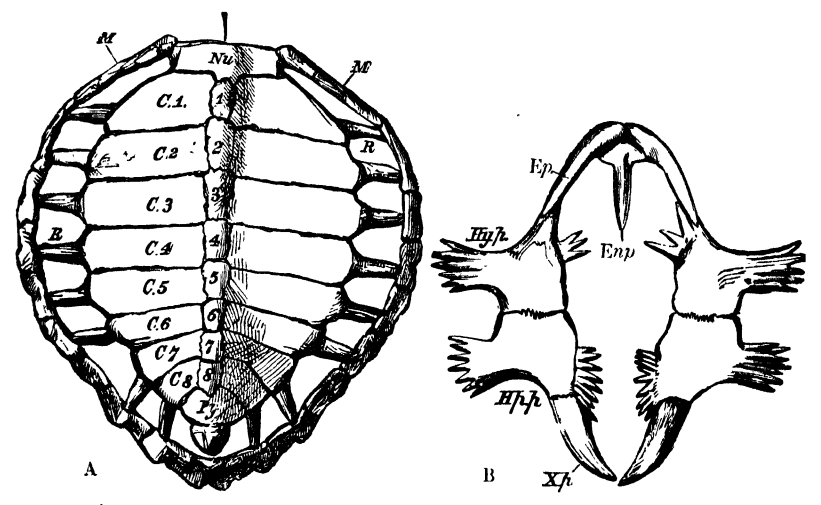


Fig. 446. — Carapace et plastron de *Chelone Midas*. — 1-8, plaques neurales ; C_1-C_8, plaques costales ; R, côtes ; M, plaques marginales ; *Nu*, plaque nucale ; *Py*, plaque pygale ; *Enp*, entoplastron ; *Ep*, épiplastron, *Hyp*, hyoplastron ; *Hpp*, hypoplastron ; *Xp*, xiphiplastron (Huxley).

la clavicule. Enfin chez divers Chéloniens à carapace très complète une paire nouvelle (*mesoplastron*) apparaît entre l'hyoplastron et l'hypoplastron. Tantôt les deux pièces qui la composent ne se rejoignent pas sur la ligne médiane (Péloméduidés), tantôt elles se rejoignent par un pont étroit (*Baëna*), ou bien sur toute leur longueur (*Pleurosternum*).

La soudure des deux portions dorsale et ventrale de la carapace se fait de même tout à fait graduellement dans la série : tandis que les deux boucliers sont complètement indépendants chez les *Athèques*, ils se soudent par des prolongements directs de l'hyoplastron et de l'hypoplastron chez *Chelone;* ces ailes latérales se soudent de manière à former de chaque côté une

expansion simple (*pont sternal*) qui donne au plastron la forme d'une croix. Enfin la longueur de soudure des deux boucliers s'accroît à mesure que l'ossification générale se développe.

Quelle est la signification morphologique du plastron, et comment faut-il interpréter ses variations ? Deux théories sont en présence à ce sujet.

L'opinion qui se présente le plus naturellement à l'esprit consiste à considérer comme le stade le plus primitif celui où le plastron est le moins développé (Athèques) et à admettre un processus d'ossification progressive. Le développement du plastron suit en effet exactement celui du bouclier dorsal, et c'est chez les Athèques que les éléments du squelette normal qui composent ce dernier sont le moins profondément modifiés. Mais dans cette hypothèse, on ne voit aucune partie du squelette normal qui puisse être homologue aux éléments du plastron, qui seraient dès lors des os dermiques nouveaux. De plus, des raisons paléontologiques ont donné à penser que les types dont il s'agit sont non pas primitifs, mais régressifs.

Dans la seconde théorie, le type primitif du plastron (parmi les formes actuellement connues) doit être cherché dans les formes les plus complètement ossifiées, et surtout dans celles où existe des mesoplastra réunis sur la ligne médiane (*Pleurosternum*). Les os du plastron auraient alors pour homologues les *côtes ventrales* des Rhynchocéphales et des Ichthyoptérygiens, qui se seraient étalées par le même processus que les côtes dorsales. Les formes incomplètes dériveraient de celles-là par régression. Les formes ancestrales réelles simples, les plus voisines des Reptiles inférieurs, resteraient complètement inconnues.

Par suite de ces difficultés, et par suite aussi de l'indépendance complète dans l'évolution du crâne et celle de la carapace, les Chéloniens sont l'ordre des Reptiles où la phylogénie est le plus difficile à établir : nous considérons ici, suivant l'opinion ancienne, les formes à carapace incomplète comme les plus voisines du type primitif. L'objection la plus grave qu'on puisse faire à cette théorie est que la Tortue la plus ancienne (*Psammochelys* du Keuper) a la carapace presque entièrement ossifiée. Mais les exemplaires des terrains antérieurs au Kimméridgien sont trop rares et trop incomplets pour qu'il soit indispensable d'infirmer au nom de l'ordre d'apparition stratigraphique les données de l'Embryogénie et de l'Anatomie comparée.

Autres parties du squelette. — Le crâne des Chéloniens est généralement élevé et tombe brusquement en avant. Il se prolonge en arrière par deux pointes, dues au supra-occipital. Les fosses temporales présentent de grandes variations : tantôt ce sont de simples dépressions, qui ne s'ouvrent pas, et alors il n'y a pas d'arcades, ou bien il y a une seule fosse, ou bien enfin toutes les deux sont ouvertes. Il n'y a pas d'os transverse, la voûte palatine est complètement close.

Les branches de la mâchoire inférieure sont courtes et soudées. Il n'y a pas de dents, mais la mâchoire est armée d'un puissant bec corné.

Les vertèbres cervicales, au nombre de 8, sont très mobiles, et permettent au cou des mouvements étendus. Elles présentent les plus grandes variations, d'une vertèbre à l'autre, et aussi dans les divers groupes. Nous avons vu comment les 10 vertèbres dorsales contribuaient à la constitution du plastron. Il y a

un sacrum composé de 2 ou plusieurs vertèbres portant de courtes côtes.

La ceinture scapulaire, en forme de trépied, se compose du scapulum, du coracoïde et du précoracoïde dépourvus de symphyse. La clavicule et l'épisternum contribuent à la formation du plastron ventral. La ceinture est à l'intérieur de la carapace, sauf à l'état embryonnaire et chez le type le plus ancien du groupe, *Psammochelys*. Dans ces cas, la ceinture scapulaire est en avant de la première vertèbre dorsale. De même la ceinture iliaque n'est en arrière de la dixième vertèbre dorsale que dans l'état embryonnaire. Elle est généralement libre, mais chez les *Pleurodires* vient à divers degrés se souder aux deux boucliers.

Il n'y a jamais de sternum.

La peau des Tortues est généralement renforcée par un revêtement épidermique appelé *écaille*. L'écaille se subdivise en plaques ou *scuta* qui ont une position fixe. La présence ou l'absence de certaines de ces écailles donne de bons caractères génériques.

Les membres des Tortues sont assez courts ; l'humérus et le fémur sont volumineux ; les pattes à 5 doigts sont adaptées à la marche ou à la natation. Dans ce dernier cas ils sont recouverts d'une peau continue.

Classification. — Nous adoptons ici, pour les grandes divisions, la classification proposée par Lydekker dans le Catalogue des Tortues fossiles du British Museum (1889), mais en suivant l'ordre inverse, de manière à commencer par les formes où l'ossification est minimum.

1er SOUS-ORDRE. — ATHÈQUES.

Les plaques costales ne se rejoignent pas entre elles, et le bouclier dorsal est à jour.

Le genre *Dermochelys* Blv. (*Sphargis* Merrem) représente seul actuellement un groupe de Chéloniens qui semble avoir été plus répandu à l'époque Tertiaire; il représente le type inférieur du groupe et probablement de tout l'ordre des Chéloniens.

Les Athèques doivent être placés tout à fait à part, et on peut les considérer comme les plus voisins de la forme ancestrale commune des Tortues; ce sont eux en effet qui s'écartent le moins du type moyen des Reptiles, et présentent au moindre degré les caractères différentiels des Chéloniens. Les pièces normales du bouclier des Tortues se retrouvent, mais ne s'unissent pas de manière à former un bouclier continu. Le

corps est recouvert généralement sur ses deux faces d'une carapace tout à fait indépendante du squelette : elle est formée de plaques osseuses formant mosaïque, plus ou moins soudées. Au-dessous de la carapace dorsale se trouvent les côtes, qui s'élargissent tous près de leur tête, mais sont encore bien loin de se rejoindre latéralement. Les pièces ventrales du plastron se rencontrent, sauf l'entoplastron, mais elles forment une ceinture discontinue : l'épiplastron et le xiphiplastron sont grêles et allongés. Les deux pièces moyennes sont irrégulières, plus massives et déchiquetées : elles sont loin les unes des autres. Le squelette, à part la carapace d'os cutanés, rappelle exactement celui d'une très jeune *Testudo*.

D'autres caractères relient aussi les Athèques aux Reptiles primitifs : les narines s'ouvrent à la face supérieure du crâne ; les orbites sont grandes. Le crâne n'a pas de fosse temporale. Ajoutons enfin que l'on a constaté chez *Dermochelys* la présence d'une peau épaisse, et d'une membrane cutanée qui enveloppant l'ensemble des doigts, transforme en palette natatoire les pattes qui sont dépourvues de griffes.

Protostega Cope (Crétacé d'Amérique) et *Protosphargis* Capel. (Crétacé supérieur) sont les formes inférieures du groupe : elles sont dépourvues de carapace extérieure.

Psephophorus v. Mey. (Tertiaire) et *Eosphargis* Lyd. (Argile de Londres) diffèrent peu de *Dermochelys*.

Psephoderma v. Meyer n'est connu que par la carapace dorsale, formée de plaques polygonales ; si ce type est bien un Chélonien, ce serait le plus ancien de l'ordre (Keuper), mais Baur, après l'avoir rapproché de *Dermochelys*, tend maintenant à le considérer comme un Nothosauridé.

2e SOUS-ORDRE. — THÉCOPHORES.

Expansions costales se rejoignent d'une côte à l'autre, au moins dans la région médiane.

1re Section. — Trionychoïdes.

La carapace est encore incomplètement fermée : les plaques marginales manquent (*Trionyx*) ou sont peu développées (*Emyda*), et les fontanelles subsistent entre les os du plastron qui sont mobiles, et auxquels le bassin n'est pas soudé. Les os de la carapace sont fortement sculptés, et recouverts d'une peau épaisse, au lieu des écailles qu'on trouve chez les autres Tor-

tues. L'entoplastron est courbe, sans prolongement médian.

Trionyx G. St.-H. est très répandu dans les eaux douces depuis le Crétacé supérieur. *Emyda* Wagl. (Pliocène et Actuel dans l'Inde).

Il est important de signaler que pour plusieurs auteurs (Baur, Zittel, Lydekker), les Trionychoïdes seraient, non des types primitifs, mais des formes régressives et spécialisées issues des Pleurodires.

2e Section. — Cryptodires.

Les Cryptodires, qui renferment la plus grande partie des Chéloniens vivants et fossiles, se rapprochent des *Trionychoïdes* par beaucoup de caractères essentiels : le bassin n'est pas soudé au bouclier ventral, la tête est rétractile dans la carapace. Les os de la carapace sont lisses, et il existe des écailles épidermiques cornées. L'entoplastron a un prolongement médian, et les plaques marginales sont bien développées.

L'ossification de la carapace, plus avancée que chez les groupes précédents, se manifeste à des degrés divers. Ou bien le plastron et le bouclier dorsal ne sont pas intimement soudés et n'entrent en connexion que par des prolongements digitiformes des pièces ventrales (*Dactyloplastra*) ; ou bien de forts ligaments ou une soudure complète réunissent les deux boucliers, et il ne reste pas de fontanelles (*Clidoplastra*).

1er Groupe. — Dactyloplastra.

Le type le plus ancien et le plus inférieur est celui des Thalassémidés (Jurassique supérieur-Gault). Le bouclier ventral est large, prolongé latéralement en ailes ; il subsiste des fontanelles médianes sur les deux boucliers, et les costales ne s'unissent pas complètement aux marginales. Tous les doigts ont les phalanges articulées et sont pourvus d'ongles.

Eurysternum v. Meyer se rencontre parfaitement conservé dans les schistes lithographiques de Bavière. L'ossification incomplète du bouclier dorsal rapproche ce type des Chélonidés, tandis que la tête et les extrémités sont semblables à ceux des Émydés (Zittel). Aussi considère-t-on cette forme ainsi que *Thalassemys* Rütim., qui en diffère principalement par sa grande taille, comme un groupe synthétique d'où seraient dérivés par spécialisation les autres *Cryptodires*.

Chez *Idiochelys* v. Meyer, il n'y a plus de fontanelle médiane

au bouclier dorsal. D'après Baur ce genre serait voisin des formes d'où se seraient détachés les Trionycidés.

Des Thalassémydés se détachent les Chélonidés qui diffèrent par l'allongement des pattes, dû à l'augmentation du nombre des phalanges. Ces Tortues, les mieux adaptées à la vie pélagique, sont de grande taille et remarquables par la forme aplatie, cordiforme de la carapace. Il reste encore de grandes fontanelles. Le genre *Chelone* Flemm. est fossile depuis la Craie supérieure, et vit actuellement dans les mers chaudes. Il faut y rattacher quelques genres qui forment la petite famille des Chélonémydés : ils se distinguent en ce que le nombre des côtes qui concourent à la formation du bouclier n'est pas le nombre normal. Il y en a 9 chez *Propleura* Cope, et 10 chez *Osteopygis* Cope. *Euclastes* Cope est remarquable par l'allongement en pointe de la tête (Crétacé supérieur).

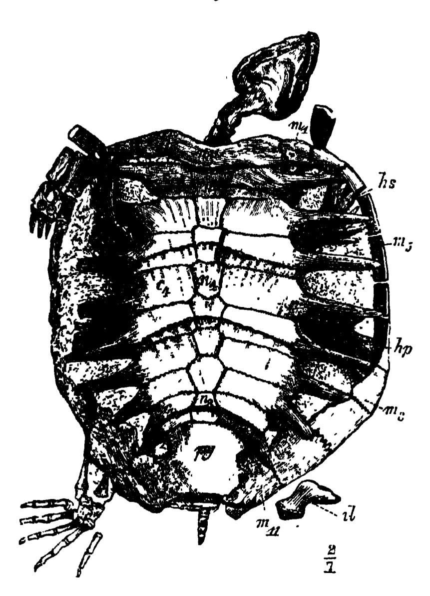


Fig. 447. — *Eurysternum Wagleri* v. Mey. Kimméridgien, Solenhofen. Face supérieure. — c_1-c_8, plaques costales ; *hp*, hypoplastron : *hs*, hyoplastron *il*, iléon ; m_1-m_{11}, plaques marginales : n_1-n_8, plaques neurales : *nu*, plaque nuquale ; *py*, plaque pygale.

2e Groupe. — *Clidoplastra.*

Chez les Chélydridés, grandes Tortues d'eau douce, les fontanelles persistent longtemps, mais elles finissent par disparaître chez les individus de grande taille. Le plastron s'unit au bouclier dorsal par des prolongements de sa partie moyenne, et présente ainsi la forme de croix. Les pattes, allongées, sont recouvertes d'une membrane et pourvues d'une griffe. *Platychelys* Wagn. du Jurassique supérieur n'est pas éloignée des Thalassémydés, et forme vraisemblablement transition avec les groupes précédents (fig. 448). Par les genres crétacés *Tretosternon* Ow., *Helochelys* v. Meyer, etc., on arrive à *Chelydra* Schweig., qui apparaît dans l'Oligocène et existe encore dans les fleuves

de l'Amérique du Nord : dans ce genre l'union de la croix sternale avec le bouclier dorsal se fait par l'intermédiaire du cartilage, et les ailes du plastron ont des prolongements digitiformes.

Avec les ÉMYDÉS et les TESTUDINIDÉS l'ossification se complète : à l'état adulte il ne reste plus de fontanelles, et la suture des deux boucliers se fait suivant un espace plus ou moins long. Les pieds sont recouverts d'écailles ; les doigts, isolés, sont pourvus de griffes. Ces deux familles se rattachent probablement aux Thalassémydés. Les ÉMYDÉS habitent les marécages et sont reconnaissables au bouclier peu élevé. Les doigts ont 3 phalanges. Cette famille date du Crétacé supérieur (*Agomphus* Cope). *Cistudo* Dum. date de l'Oligocène, dans le New-Jersey), *Emys* Brongt. de l'Éocène inférieur.

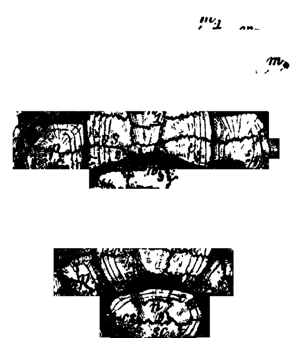


Fig. 448. — A, *Platychelys Oberndorferi* Wagn. Jurassique supérieur de Soleure. Bouclier dorsal, face supérieure. — Écailles : cs_1-cs_5, centrales ; *ms*, marginales ; p_1-p_4, pleurales. — Plaques osseuses : c_1-c_8, costales ; m_1-m_{11}, marginales ; n_1-n_8, neurales ; *nu*, nuquale ; *py*, pygale ; *sc*, supracaudale.
Les lignes larges et droites sont les limites entre les écailles, les lignes dentées sont les sutures des plaques.

Les TESTUDINIDÉS ou *Chersidés* sont des Tortues terrestres, à bouclier très bombé, à longue suture dorso-ventrale. Les doigts ont 2 phalanges. *Testudo* Lin. date de l'Oligocène. Une espèce géante (*T. perpiniana* Gaudry), de $1^m,20$ de long, a été trouvée dans le Pliocène des Pyrénées-Orientales par M. Depéret. *Colossochelys* Falc., du Tertiaire de l'Inde, pouvait atteindre 2 mètres de long.

3e Section - Pleurodires.

Les genres peu nombreux qui constituent ce sous-ordre réunissent les formes où le type Chélonien se manifeste avec sa plus grande spécialisation, celles où le processus de soudure des os en vue de la formation de la carapace est poussé le plus loin.

Les boucliers dorsal et ventral sont complètement ossifiés de bonne heure sans interposition de fontanelles et sont soudés l'un à l'autre. L'hyoplastron et l'hypoplastron envoient à cet effet des prolongements qui se reportent respectivement en avant et en arrière, et sont en connexion avec un grand nombre de plaques

marginales. De plus, dans certains cas, les os du bassin viennent se souder à l'un ou l'autre des deux boucliers, mais les modifications importantes ne se manifestent pas à un degré égal dans tous les genres, et l'on peut trouver dans les formes fossiles tous les passages entre les Cryptodires et les types terminaux de Pleurodires (Pélomédusidés).

Chez *Adocus* Cope, l'iléon seul est soudé à la huitième plaque costale, l'ischion et le pubis restant libres (Crétacé d'Amérique). Le pubis vient de plus se souder au xiphiplastron chez *Plesiochelys* Rütim. (Jurassique supérieur).

Les autres Pleurodires ne montrent pas non plus dans le jeune âge la soudure des os du bassin avec la carapace que l'on constate toujours dans les formes adultes (Lydekker). Ce fait très intéressant montre bien que le processus de soudure des parties du squelette est un fait acquis, et qui va en s'accentuant dans la série phylogénétique, quoique le contraire ait été parfois soutenu.

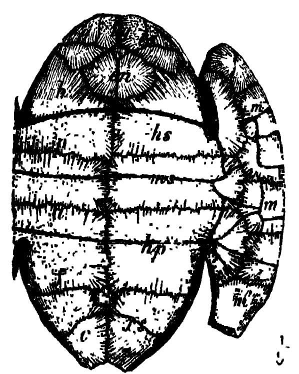


Fig. 449. — *Pleurosternum Bullocki* Gray. Purbeckien d'Angleterre. Plastron et bord du bouclier dorsal. — Écailles : *a*, abdominale ; *c*, caudale ; *f*, fémorale ; *g*, gulaire ; *h*, humérale ; *ig*, intergulaire ; *p*, pectorale. — Plastron : *en*, entoplastron ; *es*, épiplastron ; *hp*, hypoplastron ; *hs*, hyoplastron ; *ms*, mésoplastron ; *xs*, xiphiplastron.

Les Pélomédusidés, qui sont remarquables par l'existence de mésoplastron, datent du Crétacé (*Podocnemis* Wagl. Crétacé supérieur-Actuel). Chez eux les plaques neurales subissent une réduction (6 à 7), et il n'y pas de plaque nuquale.

4e Section. — Amphichelydiens.

Les genres mésozoïques qui suivent forment pour Lydekker un groupe synthétique, ayant des caractères de Cryptodires et de Pleurodires ; ce seraient les représentants peu modifiés d'une souche commune. La carapace est complètement ossifiée, et la série des plaques neurales est complète, comme chez les Plésiochélydés. Mais, d'autre part, il existe de chaque côté un large mésoplastron qui vient se souder avec son congénère, et pas de plaque nuquale, comme chez les Pélomédusidés.

Chez *Baëna* Leidy, les mésoplastra se réunissent seulement par un pont étroit, et le bassin n'est pas soudé au plastron,

tandis que chez *Pleurosternum* Gray, l'union des mésoplasta se fait largement, et le bassin est soudé au plastron (fig. 449).

Appendice aux Pleurodires. Psammochélydés (1).

Une grave objection à la théorie qui consiste à considérer comme primitives les formes incomplètement ossifiées, est tirée de l'étude du Chélonien indiscutable le plus ancien connu. *Psammochelys* Quenst., du Keuper du Wurtemberg, est en effet une forme complètement ossifiée, où le plastron et le bouclier dorsal sont soudés sur une ligne étendue, interrompue cependant par 4 fontanelles. La soudure du bassin avec le plastron prouve que l'on a affaire à un type de Pleurodires, mais d'autre part, la portion de la ceinture scapulaire en dehors du bouclier, en avant de la première plaque costale, semble marquer un type plus primitif. Le crâne est malheureusement inconnu. Le seul exemplaire connu consiste en un moule interne donnant les empreintes intérieures du plastron et du bouclier.

7e Ordre. — CROCODILIENS.

Reptiles marcheurs et nageurs. Face dorsale recouverte de plaques osseuses dermiques. Crâne pourvu de deux arcades temporales. Os carré immobile. Voûte du palais close. Dents dans des alvéoles. Pas de foramen pariétal.

De tous les Reptiles vivants, les Crocodiliens sont les plus élevés en organisation et ceux qui ont le plus d'analogie avec les Oiseaux. Les différences avec les Lacertiliens sont très profondes malgré l'analogie de la forme extérieure. Elles se voient notamment dans le perfectionnement bien plus grand de l'appareil circulatoire et du système nerveux. Le squelette diffère par la solidité bien plus grande du crâne où les arcades temporales sont complètes et les os profondément sculptés, et par l'immobilité de l'os carré. La mâchoire inférieure présente toujours une large perforation sur son côté.

C'est avec les Rhynchocéphales et les Dinosauriens inférieurs que les Crocodiliens ont les affinités les plus étroites. Mais ces affinités ne sont manifestes que si l'on s'adresse aux formes inférieures de l'ordre, localisées dans le Trias : les Crocodiliens constituent en effet une série progressive des plus nettes, et à partir du Jurassique, les caractères d'infériorité s'effacent pour faire place à des caractères de spécialisation.

(1) Quenstedt. *Würt. naturw. Iahreshefte* 1889. — Baur, *Zool. Anz.* 1888.

Les Crocodiliens Triasiques (*Parasuchia* et *Pseudosuchia*) ont en commun avec les Rhynchocéphales les vertèbres amphicœliques, la forme de la ceinture scapulaire, où la clavicule existe et où le coracoïde est un os aplati (*Pseudosuchia*), la présence des côtes ventrales; ils en diffèrent par l'existence d'une seule fosse temporale (ce qui nous semble ramener le type du crâne en arrière même du stade réalisé chez les Rhynchocéphales). Les autres Crocodiliens au contraire (*Eusuchia*) ont deux fosses temporales comme les Rhynchocéphales. Enfin les os pariétaux et frontaux sont pairs. Il existe parfois un foramen pariétal (*Pseudosuchia*).

Les *Parasuchia* et les *Pseudosuchia* ont en commun avec les Dinosauriens inférieurs la position des narines situées très en arrière, et l'existence au crâne d'une nouvelle perforation, que nous trouvons ici pour la première fois, et qui réapparaîtra chez les Oiseaux et certains Mammifères : c'est la *fosse lacrymale* située en avant et en dehors des orbites, et qui entame l'os maxillaire et l'os lacrymal. La mâchoire inférieure présente aussi dans les deux groupes une perforation.

Les Crocodiliens postérieurs au Trias (*Eusuchia*) s'éloignent de ce type primitif par la présence de deux fosses temporales. Les vertèbres deviennent bientôt planes ou procœliques ; les os pariétaux et frontaux se soudent sur la ligne médiane, la fosse lacrymale disparaît, ainsi que le foramen pariétal. Pas de clavicule ni de côtes ventrales.

Formation de la plaque palatine secondaire. — Le perfectionnement le plus important, celui qui modifie le plus profondément le squelette crânien, consiste dans la formation graduelle d'une voûte palatine surajoutée à la base du crâne, et le déplacement des canaux olfactifs qui en est la conséquence (Smith Woodward).

Rappelons que chez les Rhynchocéphales les deux ptérygoïdes s'accolent sur la ligne médiane, arrivent en avant jusqu'au vomer et séparent sur les côtés les deux palatins : ils se relèvent en arrière chacun en une lame verticale, qui avec sa congénère forme un V dont la pointe est en arrière, près du basi-sphénoïde. Déjà chez les Lacertiliens on constate une tendance au rapprochement des parties latérales ; le processus commence d'avant en arrière. Les deux palatins se replient vers le bas et viennent s'accoler en avant à la suite des deux vomers, et les ailes verticales des ptérygoïdes se rapprochent aussi dans la même direction : le processus est plus marqué encore chez les Crocodiliens.

Chez les *Parasuchia*, les prémaxillaires et les maxillaires se relèvent en gouttière sur leur bord. A leur suite viennent les vomers qui se prolongent en arrière sur la ligne médiane par une pointe étroite et aiguë. Entre cette pointe formée par l'accolement des deux vomers et les palatins, situés latéralement, se trouvent les ouvertures internes des canaux olfactifs dans la cavité buccale (*narines internes* ou *choanes*). Les ouvertures externes ou *narines* sont situées juste au-dessus dans les os nasaux, de sorte que les canaux olfactifs sont très courts et dirigés verticalement.

Chez les *Eusuchia* les maxillaires produisent des expansions latérales qui

viennent se souder sur la ligne médiane, par dessous le vomer, en formant ainsi un canal au-dessus de la cavité buccale. Ce sont de véritables *fosses nasales* qui s'ouvrent à l'extérieur trèsenavant par les narines, etdont l'ou-

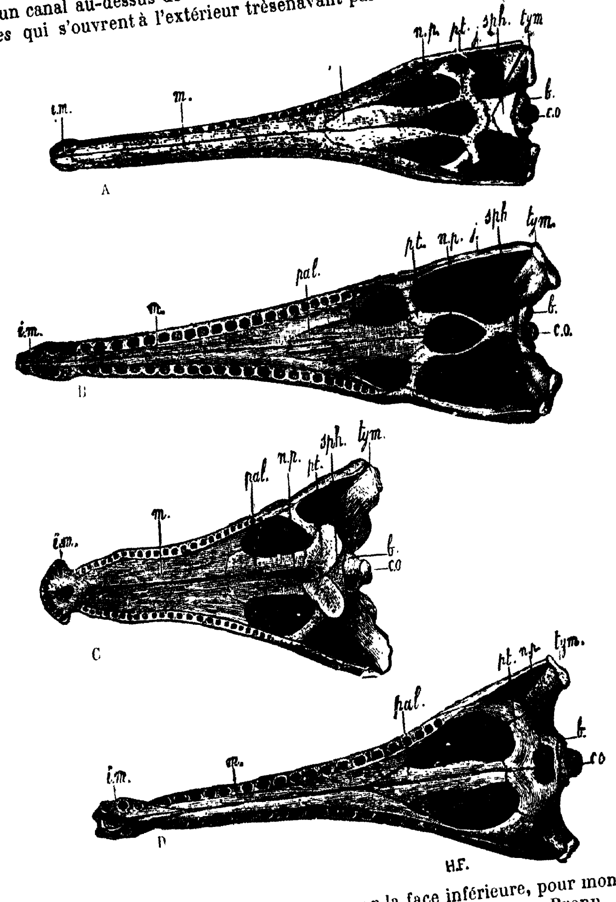


Fig. 450. — Crânes de Crocodiliens vus par la face inférieure, pour montrer la formation de la plaque palatine. — A, *Pelagosaurus typus* Bronn, Lias de Curcy (× 1/2). — B, *Metriorhynchus Blainvillei* Desl., Oxfordien, Calvados (× 1/8). — C, *Goniopholis crassidens* Oro, Wealdien, Angleterre (× 1/12) (HULKE). — D, *Gavialis macrorhynchus* Gaud., Danien, Mont-Aimé (— 1/6). — *im*, intermaxillaires ; *m*, maxillaires ; *pal*, palatins ; *pt*, ptérygoïdes ; *j*, jugal ; *sph*, basisphénoïde ; *b*, basi-occipital ; *co*, condyle ; *np*, narines postérieures. — (A, B, D. Coll. Paléont. du Muséum. Clichés communiqués par M. GAUDRY.)

verture interne est au contraire reportée en arrière. Ce processus est accompagné d'un rapprochement des branches des palatins par leur partie antérieure. Les choses s'arrêtent là chez *Pelagosaurus* (Lias), où les narines internes s'ouvrent entre les branches de ces palatins et celles des ptérygoïdes.

Dans *Metriorhynchus* les branches horizontales des palatins sont soudées dans toute leur étendue, et les narines internes sont reportées entre les deux ptérygoïdes. Enfin les Crocodilidés montrent encore une voûte plus complète : les ptérygoïdes viennent au contact sur une étendue plus ou moins longue, et les narines internes, qui sont réunies, s'ouvrent tout à fait en arrière du crâne, dans les ptérygoïdes, mais tout près des basi-occipitaux. D'ailleurs la nouvelle voûte palatine, superposée à l'ancienne, n'est jamais complète, et, de chaque côté des palatins, entre ceux-ci et les ailes latérales des ptérygoïdes, il reste une large perforation (fig. 450).

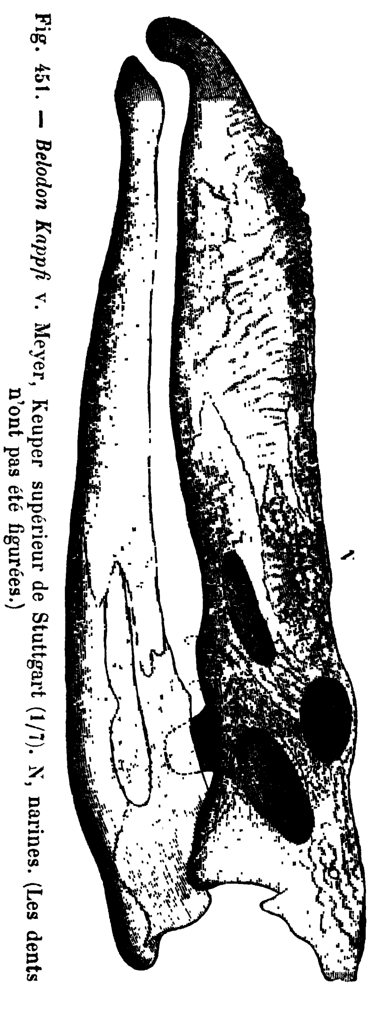


Fig. 451. — *Belodon Kappfi* v. Meyer, Keuper supérieur de Stuttgart (1/7). N, narines. (Les dents n'ont pas été figurées.)

Classification. — Ce qui précède met en évidence l'un des principaux caractères qui permettent de classer les Crocodiliens. Huxley, qui a appelé l'attention sur l'importance de la position des fosses nasales, s'en servait pour diviser les Crocodiliens en trois groupes :

1° Les *Parasuchia*, où les narines externes s'ouvrent loin en arrière, directement au-dessus des narines internes ;

2° Les *Eusuchia*, où les canaux nasaux ont subi un allongement considérable, les narines externes s'ouvrant en avant du museau et les narines externes très en arrière ;

3° Les *Mesosuchia* groupe intermédiaire où les narines internes s'ouvrent seulement derrière les palatins. Koken a reconnu que ces derniers n'étaient que des formes jeunes de types d'*Eusuchia*. Mais un nouveau sous-ordre (*Pseudosuchia*) a été créé depuis pour le genre triasique *Aëtosaurus* qui forme un type aberrant peu éloigné d'ailleurs des *Parasuchia*.

1er SOUS-ORDRE. — PARASUCHIA.

Crocodiliens triasiques de grande taille, de type primitif. Vertèbres amphicœliques. Narines séparées, situées très en arrière près

des orbites relativement petites. Frontaux et pariétaux pairs. Fosse temporale inférieure seule présente, séparée de l'orbite. Large fosse lacrymale. Clavicule présente, coracoïde court. Pas de voûte palatine secondaire. Le pubis prend part à la formation de l'acétabulum.

Belodon v. Meyer. — Animal très grand, à museau très long, et élevé, comprimé latéralement, formé par de très longs intermaxillaires : vu de face, le crâne présente un singulier aspect avec ses quatre paires d'ouvertures très rapprochées. Nombreuses dents pourvues de sillons, avec deux crêtes denticulées. Membres inconnus. Trias du Wurtemberg, de l'Amérique du Nord et de l'Inde (fig. 451).

2e SOUS-ORDRE. — PSEUDOSUCHIA.

Crocodiliens différant des précédents surtout par les vertèbres procœliques, la présence de la fosse temporale supérieure seule, et l'aspect extérieur.

Dans ce sous-ordre, la tête semble différer beaucoup au premier abord de celle des autres Crocodiliens : elle est beaucoup plus courte, par suite de la réduction des intermaxillaires. Elle se termine en pointe et présente une section triangulaire. Les 4 paires d'ouvertures sont latérales et presque en ligne droite. Le corps est recouvert sur toute son étendue d'une cuirasse de plaques osseuses quadrangulaires presque lisses.

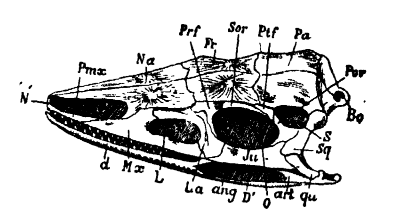


Fig. 452. — *Aetosaurus ferratus* Fraas. Keuper de Stuttgart. Mêmes lettres que dans la figure 431, page 764 (Fraas).

Aetosaurus Fraas est connu par une célèbre plaque exposée au musée de Stuttgart présentant 24 individus d'assez petite taille placés pêle-mêle (Trias sup. de Heslach, près Stuttgart).

Cope considère ce genre curieux comme allié aux Rhynchocéphales (?), et Marsh le rapproche des Dinosauriens inférieurs. C'est un type synthétique généralisé des plus curieux.

3e SOUS-ORDRE. — EUSUCHIA.

Plaque palatine plus ou moins complète, comprenant au moins les prémaxillaires, les maxillaires et la portion antérieure des palatins; narines internes reportées en arrière de cette plaque. Pré-

maxillaires petits, en avant desquels sont les narines externes. Frontal et pariétal impairs.

Les *Eusuchia* ont apparu dans le Lias et existent encore actuellement; ils forment deux séries indépendantes qui semblent avoir divergé de bonne heure; chez les unes le museau est très allongé, comme dans le Gavial ; chez les autres il est court, sans retrécissement brusque, comme chez le Crocodile. Dans chacune de ces séries l'on peut suivre pas à pas les processus par lesquels se sont modifiés les types primitifs.

1er Série. — Longirostres.

Les TÉLÉOSAURIDÉS sont les plus anciens des *Eusuchia* et aussi les moins éloignés des *Parasuchia*. Les vertèbres sont encore

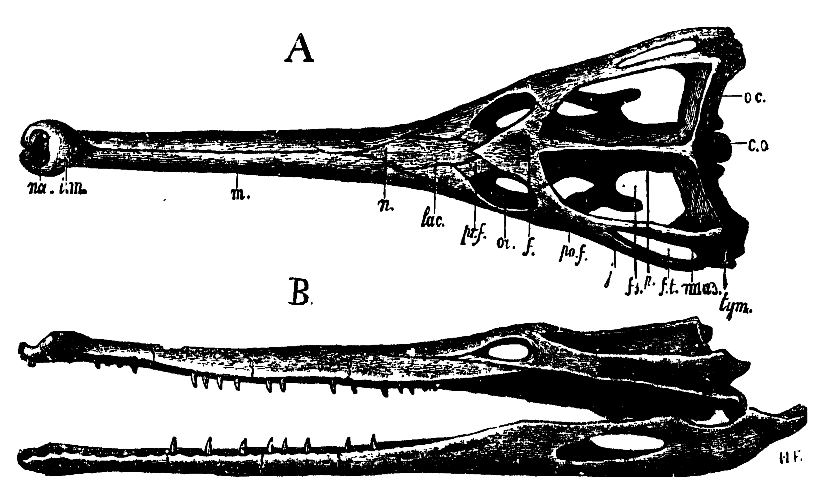


Fig. 453. — *Steneosaurus Heberti* Morel de Glasv., Oxfordien, Villers. — A, face supérieure; B, vue latérale : *na*, narines antérieures réunies; *im*, intermaxillaires; *m*, maxillaires; *n*, nasal; *lac*, lacrymal; *prf*, préfrontal; *o*, orbite; *f*, frontal; *pof*, postfrontal; *j*, jugal; *fs*, fosse temporale supérieure; *ft*, fosse temporale inférieure; *p*, pariétal; *mas*, squamosal (mastoïde); *tym*, carré (tympanique); *oc*, occipital; *co*, condyle. (Coll. pal. du Muséum. Cliché communiqué par M. GAUDRY.)

amphicœliques et les ptérygoïdes ne concourent pas à la formation de la plaque palatine. Les orbites sont complètement séparées de la couverture temporale. Le museau est très développé et présente une longue symphyse ; il est formé à la mâchoire supérieure par les maxillaires, tandis que les intermaxillaires sont très réduits.

Les Téléosauridés ressemblent beaucoup aux Gavials actuels

par la forme générale du corps et la longueur du museau ; ils en diffèrent, en outre des caractères qui précèdent, par la présence d'un fort bouclier ventral et la forme des vertèbres cervicales.

Pelagosaurus Bronn, *Mystriosaurus* Kaup et *Steneosaurus* G. St-H. sont communs dans le Jurassique (fig. 450 A et 453).

Teleosaurus G. St-H. se distingue des précédents en ce que le museau se retrécit brusquement à partir des orbites et se prolonge en un long tube étroit. Dents dépourvues de crête. Commun dans le Jurassique, où l'on a trouvé des individus parfaitement conservés de *T. cadomensis* G., dans le Bathonien de Caen.

Les Métriorhynchidés diffèrent des précédents en ce que les

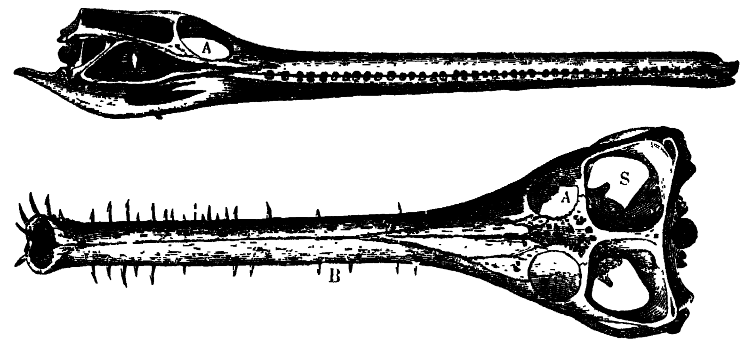


Fig. 454. — Crâne de *Teleosaurus cadomensis* G. St.-H. Bathonien de Caen — A, vu de côté ; B, face supérieure. — A, orbite ; S, fosse temporale supérieure.

orbites sont cachées, à la face supérieure du crâne, par un prolongement latéral du préfrontal : l'œil devait ainsi regarder exclusivement de côté. Les narines internes sont un peu plus en arrière que chez les Téléosaures (à la partie postérieure des palatins). Dans le Jurassique, plusieurs genres voisins de *Metriorhynchus* v. Meyer (Jur. sup.).

Avec les Macrorhynchidés l'on se rapproche progressivement des Crocodiliens actuels ; les ptérygoïdes concourent à former la paire de narines internes sans cependant se rejoindre sur la ligne médiane. L'orbite n'est plus complètement limitée et se confond extérieurement avec la fosse temporale inférieure ; ce caractère persistera chez les Crocodiles actuels. *Pholidosaurus* v. Meyer, Wealdien.

Chez les Rhynchosuchidés, les vertèbres deviennent procœliques ; les ptérygoïdes se sont rejoints en avant et les narines

internes sont creusées dans leur intérieur. Les orbites, toujours ouvertes extérieurement dans la fosse temporale, sont aussi grandes que celles-ci. Enfin le bouclier ventral a disparu.

Thoracosaurus Leidy. Crétacé supérieur.

Tomistoma S. Müll. Crétacé-Actuel (Bornéo).

Nous arrivons ainsi aux GAVIALIDÉS, chez lesquels tous les caractères apparus dans les familles précédentes ont persisté, et qui en diffèrent principalement en ce que le museau se rétrécit rapidement. *Gavialis* Oppel apparaît dans le Pliocène.

2e Série. — *Brevirostres.*

La seconde série des Eusuchia est caractérisée par la forme du museau qui est court, arrondi ; le dental seul forme la symphyse de la mâchoire inférieure. Elle semble moins ancienne que la série des Longirostres.

Les premiers apparus sont les ATOPOSAURIDÉS du calcaire lithographique de Bavière et de Cerin. *Alligatorium* Jourdan et *Atopausurus* Meyer sont de très petits Crocodiliens (22-40 cent.) ressemblant à des Lézards, à vertèbres amphicœliques, sans bouclier ventral.

Les GONIOPHOLIDÉS représentent dans cette série le stade correspondant à *Pholidosaurus*. Ce sont des formes d'eau douce du Purbeckien et du Wealdien. Les vertèbres sont encore amphicœliques.

Goniopholis Owen et *Bernissartia* Dollo nous conduisent aux ALLIGATORIDÉS et aux CROCODILIDÉS où les orbites communiquent avec les fosses temporales. Des formes très incomplètement connues de Crocodiles procœliques ont été signalées dans le Crétacé. Dans l'Eocène apparaît le genre important *Diplocynodus*, Röm., qui sert d'intermédiaire entre les Alligators et les Crocodiles. Ces derniers ont à la mâchoire inférieure des fossettes pour recevoir les dents antérieures de l'autre mâchoire Ce caractère existe aussi chez *Diplocynodus*, quoique tout le reste du squelette ressemble plutôt à celui des Alligators.

Crocodilus L. date du Crétacé supérieur (Lignites de Fuveau). *Alligator* Spix, *Caïman* Cuv., sont connus dans le Quaternaire.

8e Ordre. — PTÉROSAURIENS (*ORNITHOSAURIENS*).

Reptiles volants, pourvus d'une membrane alaire qui s'appuie sur le cinquième doigt, extrêmement allongé.

La plus curieuse adaptation du type Reptile, qui nous reste à examiner, est celle qui a eu pour résultat de permettre à ces

animaux de se mouvoir dans les airs. Les Ptérosauriens sont connus depuis le siècle dernier: le premier échantillon décrit par Collini (1784), provient du calcaire lithographique de Solenhofen, qui a fourni la plus grande partie des individus connus ; ceux du musée de Munich sont dans un état étonnant de conservation ; on voit notamment l'empreinte d'une membrane alaire. C'est Cuvier qui en 1800 reconnut que l'animal décrit par Collini était un Reptile volant.

La locomotion aérienne était assurée par une modification du squelette qui ne se retrouve dans aucune autre forme du règne animal. Tandis que l'aile de l'Oiseau est une main atrophiée qui sert de support à des plumes, tandis que chez les Chauves-Souris une membran ealaire s'étend entre les 5 doigts très grêles et très allongés, ici un seul doigt sert de support à la membrane alaire: c'est le cinquième, qui se développe démesurément et présente un nombre plus ou moins grand de longues phalanges.

Sur cette tige grêle et articulée s'insérait une membrane dépourvue de plumes ou d'écailles, mais où l'on a trouvé des replis et de fines stries, et qui d'autre part allait s'adapter aux côtes et aux côtés des pattes postérieures.

Tous les os sont pneumatiques, ce qui assurait à l'animal une grande légèreté.

La taille des Ptérosauriens varie dans de fortes proportions : la plupart sont petits, comme un Passereau ou une Poule, telles sont les formes trouvées à Solenhofen. Mais d'autres types atteignaient de grandes dimensions : *Pteranodon*, du Crétacé d'Amérique, dépassait 6 mètres d'envergure. La tête est volumineuse et ressemble par sa forme générale à celle des Oiseaux.

Il existe 2 arcades temporales, l'os carré est immobile. Pas de foramen pariétal. En avant de l'orbite très volumineuse, est une fosse lacrymale, précédée elle-même par les narines. Ces 3 cavités sont indépendantes dans les formes les plus anciennes (Rhamphorynchidés), mais chez les Ptérodactyles, la fossette lacrymale s'ouvre largement dans les 2 cavités voisines. L'orbite est bordée d'un fort anneau sclérotical.

Les dents manquent chez les plus récents des Ptérosauriens (Ptéranontidés), mais chez les autres existent de forts crochets, espacés, insérés dans des alvéoles et manquant parfois en avant des mâchoires. Celles-ci sont longues et puissantes et la bouche pouvait s'ouvrir démesurément.

Le cou est formé de vertèbres peu nombreuses, mais volumineuses; il s'insère à angle droit sur la tête. Les vertèbres sont

toutes procœliques, sauf celles de la queue qui sont amphicœliques. Il existe un sacrum formé de 3 à 5 vertèbres. Les pre-

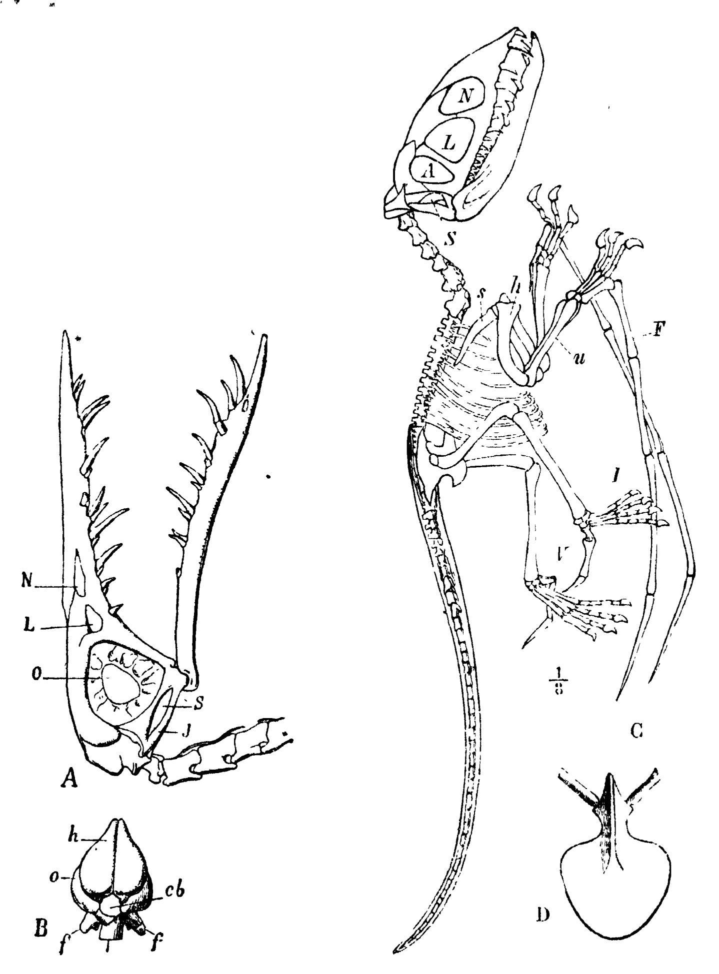


Fig. 455. — Ptérosauriens. — A, *Rhamphorhynchus Gemmingi* v. Meyer. Kimméridgien, Eischtätt : O, orbite avec anneau sclérotical; N, narines; L, fosse lacrymale; S, fosse temporale inférieure; *j*, arc quadrato-jugal (ZITTEL). — B, encéphale de *Scaphognathus : h*, cerveau antérieur; *cb*, cervelet ; *f*, flocculi; *m*, moelle allongée ; *o*, lobes optiques (ZITTEL). — C, *Dimorphodon macronyx* Buckl. Lias inférieur, Lyme Regis : A, orbite ; L, fosse lacrymale ; N, narine ; S, fosse temporale inférieure ; F, 5e doigt; *h*, humérus; *s*, scapulum; *u*, ulnaire (OWEN). — D, sternum de *Rhamphorhynchus*.

mières côtes sont à 2 têtes comme dans les formes inférieures des Reptiles.

La ceinture scapulaire est réduite à un long et étroit scapulum qui rappelle celui des Oiseaux, et un caracoïde de même forme ; mais il n'y a pas de clavicule, comme chez les Crocodiliens. Les membres sont très allongés, et il en est de même de tous les doigts, qui se terminent par de fortes griffes, sauf celui qui supporte l'aile.

Le bassin a quelque analogie avec celui des Dinosauriens par la longueur de l'iléon, mais il n'y a pas de postpubis.

La queue peut ou bien être très longue (Rhamphorhynchés) ou très réduite (Ptérodactyles).

Les Ptérosauriens apparaissent dans le Rhétien du Wurtemberg et se retrouvent dans le Lias et le Jurassique moyen, mais c'est seulement dans les schistes lithographiques de Bavière que se trouvent les premiers spécimens bien complets. Le Purbeckien et le Gault montrent encore quelques restes, et le groupe s'éteint dans le Crétacé moyen, où il n'est plus représenté que par les Ptéranodontidés du Kansas.

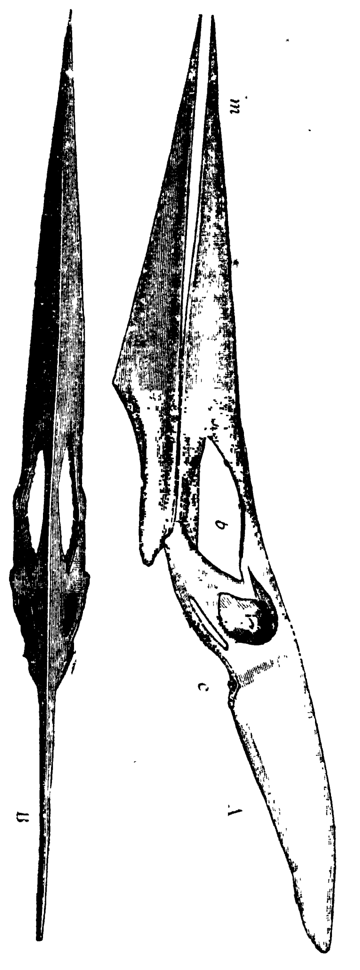


Fig. 456. — Crâne de *Pteranodon longiceps* Marsh, Crétacé supérieur du Kansas. — A, vu de côté : *a*, orbite ; *b*, narine confondue avec la fosse lacrymale ; *c*, fosse temporale inférieure ; *m*, mâchoire inférieure. — B, vue supérieure (Marsh).

La phylogénie est facile à établir dans l'intérieur du groupe, mais l'origine de l'ordre lui-même est obscure. Les formes les moins spécialisées peuvent être comparées aux Rhynchocéphales, et les Ptérosauriens seraient ainsi un rameau dérivé des Reptiles primitifs. Par divers caractères des analogies avec les Oiseaux se manifestent, mais il n'y a guère lieu de considérer ceux-ci comme dérivés des Ptérosauriens ; il est naturel de penser au contraire que l'analogie dans le mode d'existence a

produit des modifications parallèles dans les deux groupes, quoique le processus par lequel a été réalisée la locomotion aérienne soit tout différent. D'autre part, l'existence de la fosse lacrymale, l'os carré immobile, les vertèbres procœliques, l'absence de clavicule, rappellent les Crocodiliens.

Les RHAMPHORYNCHIDÉS sont les Ptérosauriens les moins éloignés du type primitif. Le cou est relativement court, tandis que la queue est très longue. La fossette lacrymale n'est pas ouverte dans l'orbite et les narines ; il existe des dents même à la partie antérieure des mâchoires.

Dimorphodon Owen du Lias anglais, et *Rhamphorhynchus* v. Meyer du Jurassique supérieur de Bavière, diffèrent principalement par la forme de la tête, massive dans le premier, très aiguë dans le second. *Ramphorhynchus* avec son énorme orbite et sa bouche pouvant s'ouvrir à angle droit, est bien l'un des animaux les plus bizarres qui aient jamais existé (fig. 455, A).

On réunit sous le nom d'*Ornithocheirus* Seeley des formes encore incomplètement connues du Crétacé d'Angleterre, remarquables par leur grande taille. Une espèce devait atteindre 8 m. d'envergure.

Chez les PTÉRODACTYLIDÉS, le cou s'allonge, tandis que la queue est très réduite. Le crâne s'effile et se termine en pointe aiguë. La fossette lacrymale s'ouvre dans les deux cavités adjacentes, de sorte que le crâne est tout à jour. Le cinquième doigt de la patte postérieure est rudimentaire.

Pterodactylus Cuv ne dépasse pas la taille d'un Corbeau. Plusieurs espèces dans le calcaire lithographique de Bavière et de Cerin.

Les PTÉRANODONTIDÉS sont le dernier terme de cette évolution singulière. Le crâne est comprimé et allongé presque comme une lame de couteau; il se prolonge en arrière par une forte crête occipitale, en avant par les deux mâchoires formant un bec aigu, dépourvu de dents, qui devait être revêtu d'un enduit corné. La fosse lacrymale et l'orbite communiquent largement. Queue très réduite.

Pteranodon Marsh, très commun dans la craie du Kansas (600 individus à Yale-College), atteignait 8 à 9 mètres.

9e Ordre. — DINOSAURIENS.

Reptiles terrestres d'organisation très variable, adaptés à la marche quadrupède ou bipède, ou bien au saut. Crâne pourvu de deux fosses temporales et d'une fosse lacrymale. Bassin rappelant

celui des Oiseaux. Sacrum formé en général de plus de deux vertèbres. Pas de clavicule.

Les Dinosauriens constituent l'ordre de Reptiles le moins homogène et par suite le moins facile à définir. La plupart des caractères qui leur sont communs les rapprochent également des Crocodiliens et des Ptérosauriens, avec lesquels ils forment une branche très naturelle (*Archosauriens*) : tels sont la présence de deux arcs temporaux, d'une fosse lacrymale et d'une fosse maxillaire, l'immobilité de l'os carré, l'absence de foramen pariétal, d'épisternum et de clavicule, de foramen à l'humérus, l'insertion des dents dans des alvéoles. Les Ptérosauriens se distinguent facilement par leur adaptation au vol, mais la limite avec les Crocodiliens est plus difficile à tracer, car les formes inférieures, les plus généralisées, des deux groupes, ont une analogie qui dénote une origine commune. Les caractères différentiels qui chez les Dinosauriens vont en s'accentuant d'un bout à l'autre de la série, tiennent à la différenciation des membres postérieurs et par suite des ceintures et du sacrum. Ce dernier est presque toujours formé de plus de deux vertèbres (3 à 6, 18 chez *Triceratops*).

Les Dinosauriens les moins spécialisés, les *Sauropodes*, avaient les membres à peu près égaux, et marchaient sur leurs quatre pattes, plantigrades et pourvues de cinq doigts armés de griffe. Chez les *Théropodes* les membres postérieurs beaucoup plus forts devaient seuls servir à la marche, et la position debout devait être la plus fréquemment réalisée ; l'allongement des doigts et une faible courbure des métatarsiens prouvent que ces Reptiles étaient digitigrades : le nombre des doigts tend à se réduire et varie de 5 à 3. La queue, extrêmement développée, posait sur le sol, et formait avec les membres postérieurs un trépied solide.

La même adaptation se retrouve chez les *Ornithopodes*, où les membres antérieurs se réduisent encore. Les os deviennent pneumatiques.

Les vertèbres sont en général amphicœliques, parfois les premieres sont opisthocœliques. Le sacrum est formé de deux vertèbres seulement dans les types inférieurs, qui se rapprochent ainsi de tous les autres Reptiles ; mais dans la plupart des Dinosauriens, à ces vertèbres primitives se soudent des vertèbres lombaires et caudales, en nombre variable, qui renforcent ainsi la surface d'insertion du bassin.

Le *crâne*, dans la plupart des cas, est petit, peu allongé ; il est toujours formé sur le même type que chez les Rhynchocé-

phales et les Crocodiliens, mais présente le nombre maximum des fosses : deux fosses temporales, une ou deux fosses lacrymales, une fosse maxillaire (fig. 457). Un groupe extrêmement curieux, celui des *Cératopsiens*, montre une déformation tout à fait extraordinaire du crâne : les pariétaux se développent extrêmement, et la région antérieure s'amincit au contraire, tandis que sur la région moyenne se développent deux ou trois cornes puissantes (voir plus loin p. 820). Malgré l'étrangeté d'aspect due à cette adaptation, l'homologie de ces crânes avec ceux des Dinosauriens ordinaires se fait sans difficulté.

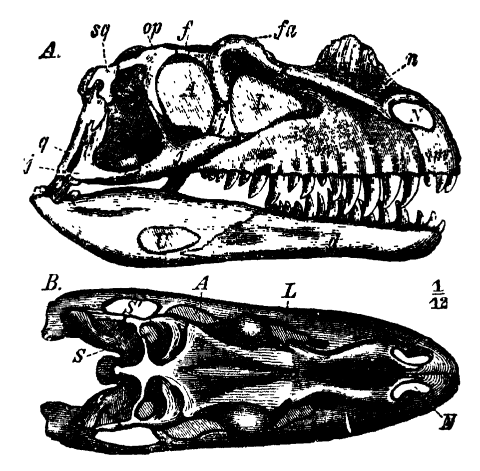


Fig. 457. — Crâne de *Ceratosaurus nasicornis* Marsh., Jurassique des Montagnes Rocheuses. — A, vu de côté ; B, vu de dessus. — A, orbite ; L, fosse lacrymale ; N, narine ; S, S', fosses lacrymales supérieure et inférieure ; U, fosse de la mâchoire inférieure ; *d*, dental ; *f*, frontal, *fa*, préfrontal ; *im*, intermaxillaire ; *j*, jugal ; *l*, lacrymal ; *m*, maxillaire ; *n*, nasal ; *op*, post-orbital ; *q*, carré ; *qj*, quadrato jugal ; *sq*, squamosal (Marsh).

La *ceinture scapulaire* montre la continuation du processus indiqué chez les Crocodiliens : la clavicule fait aussi défaut ; le scapulum, long et étroit, annonce celui des Oiseaux, tandis que le coracoïde, rond et mince comme chez les Rhynchocéphales, peut disparaître presque complètement et se souder au scapulum dans les types le plus différenciés (*Triceratops*). Le sternum, incomplètement ossifié, est pair chez les Sauropodes, impair chez les autres.

Le bassin mérite d'attirer l'attention. L'iléon est très allongé dans le sens horizontal, et surtout en avant : ce fait sera constant chez les Oiseaux (fig. 433, p. 768). Le pubis et l'ischion, chez les Sauropodes, sont volumineux et dirigés vers le bas : ils se mo-

difient chez les autres groupes et deviennent grêles, cessent de présenter une symphyse, et s'allongent dans le sens horizontal. Seuls parmi les Reptiles, les Ornithopodes ont un pubis qui se prolonge en arrière de la cavité cotyloïde, parallèlement à l'ischion. L'existence de ce post-pubis dans les formes supérieures de Dinosauriens est un caractère de convergence avec les Oiseaux qui avait déjà frappé les anciens auteurs, mais sa signification morphologique est différente, comme nous le verrons à propos des Oiseaux.

Il en est de même de la réduction des doigts au membre postérieur qui se fait graduellement dans le groupe en question. L'analogie va même plus loin et l'on assiste dans quelques types (*Ceratosaurus*) a la soudure partielle des trois métatarsiens, qui restent libres seulement à leur extrémité. Enfin les os de la première rangée du tarse se soudent en un os unique sous le tibia. La ressemblance de ces os avec les homologues chez les jeunes manchots, où ils sont encore partiellement libres, est digne de remarque (Gaudry).

Les *dimensions* des Dinosauriens varient dans des limites extraordinaires. Tandis que quelques-uns (*Nanosaurus*, *Campsognathus*) ne dépassaient pas la taille d'un Chat, d'autres pouvaient atteindre une quarantaine de mètres (*Atlantosaurus*). Le crâne de *Triceratops* dépasse parfois 2 mètres, et une vertèbre d'*Apatosaurus* atteignait 1 mètre environ : ces animaux sont les plus grands habitants des terres fermes que l'on connaisse Le *régime* n'est pas moins variable, et les dents marquent une alimentation tantôt carnivore, tantôt herbivore. Enfin, tandis que les Sauropodes devaient être des animaux extrêmement lents et lourds, traînant à terre une longue queue et portant en avant une tête minuscule au bout d'un long cou (*Brontosaurus*), d'autres au contraire devaient être des sauteurs agiles, progressant à la façon des Kangurous, et leur légèreté est encore favorisée par la pneumaticité de leurs os.

Les Dinosauriens sont caractéristiques de la période secondaire : ils datent du Trias, deviennent abondants dans le Jurassique, et persistent jusqu'au terme le plus extrême de la période crétacée (couches de Laramie d'Amérique). Quelques formes ont été trouvées en France, en Angleterre et en Allemagne, mais les gisements les plus riches et les plus célèbres sont situés en Belgique (Wealdien de Bernissart) et surtout en Amérique, où les Montagnes Rocheuses ont fourni ces formes gigantesques que l'on peut considérer comme les animaux les plus extraordinaires qui aient jamais existé.

1er SOUS-ORDRE. — SAUROPODES.

Dinosauriens gigantesques, marchant sur quatre pattes, d'organisation inférieure, herbivores.

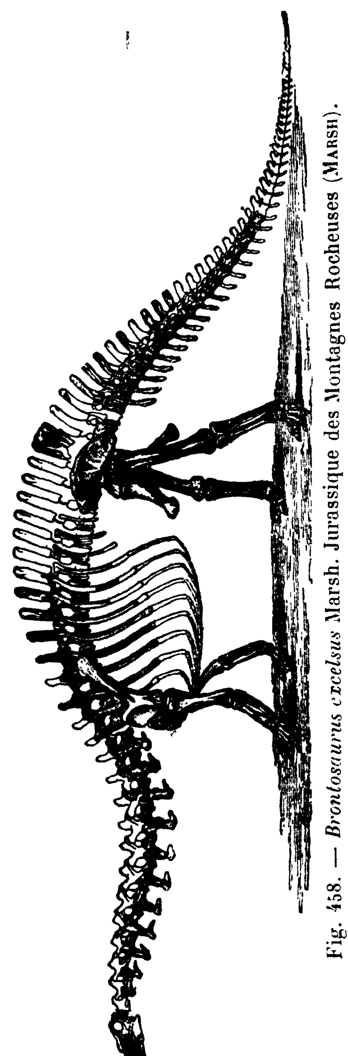


Fig. 458. — *Brontosaurus excelsus* Marsh. Jurassique des Montagnes Rocheuses (Marsh).

Les Sauropodes sont les formes les moins spécialisées du groupe, celles qui se rapprochent le plus des Rhynchocéphales et des Crocodiliens inférieurs comme le montre la constitution du crâne, la forme arrondie et plate du coracoïde, l'absence de postpubis. Les dents, en forme de spatule, et les os des membres sans denticules latéraux, dénotent un régime herbivore. Mais le sacrum, formé de cinq vertèbres, est bien celui des Dinosauriens.

Apparaissant dans le Trias, les Sauropodes sont parmi les plus anciens Dinosauriens. Ils sont nombreux dans le Jurassique et s'éteignent dans le Wealdien en Europe.

Les formes européennes forment la famille des Cétiosauridés représentés principalement par *Cetiosaurus* Ow. (Bathonien d'Angleterre) où les membres sont presque égaux, et en Amérique par *Morosaurus* Marsh (Jurassique supérieur), où les membres antérieurs sont plus petits.

Les Atlantosauridés sont parmi les géants des Dinosauriens : *Atlantosaurus* Marsh devait dépasser 40 mètres, le fémur atteignait 2m,70. Il se trouve avec *Apatosaurus* Marsh et *Brontosaurus* Marsh dans les couches du Jurassique supérieur des Montagnes Rocheuses, connues sous le nom d'*Atlantosaurus-beds*. *Brontosaurus* est extraordinaire par la disproportion des parties de

son corps. La tête est d'une petitesse excessive, et ne dépasse pas la longueur d'une des vertèbres dorsales. Dans aucun autre Vertébré la tête n'est aussi réduite par rapport au corps ; le cerveau occupe lui-même une place très faible dans ce crâne si peu développé. Cet animal paraît avoir été nu et complètement dépourvu d'arme défensive. Les membres et la queue sont au contraire démesurément développés et la longueur totale atteignait 16 mètres (fig. 458).

Les DIPLODOCIDÉS, avec *Diplodocus* Marsh des mêmes gise-

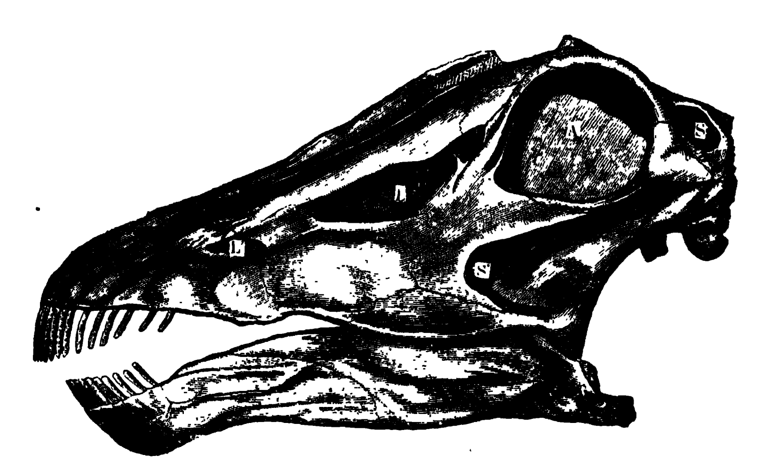


Fig. 459. — *Diplodocus longus* Marsh. Jurassique des Montagnes Rocheuses. — A, orbite ; S, S', fosses temporales supérieure et inférieure ; L, L', fosses lacrymales postérieure et antérieure (MARSH).

ments, ont la tête plus volumineuse (0m,60 sur 13 à 16 mètres pour le corps entier). Les dents cylindriques, tranchantes, ne se trouvent qu'à la partie antérieure des mâchoires et peuvent se remplacer plusieurs fois de suite : on voit jusqu'à six dents de remplacement l'une derrière l'autre. Cet animal présente à un degré remarquable le facies spécial des Mammifères herbivores (fig. 459). Les types européens de ce groupe sont incomplètement connus.

2e SOUS-ORDRE. — THÉROPODES.

Dinosauriens carnivores marchant sur les membres postérieurs.

Les Théropodes forment un groupe parallèle aux Sauropodes, avec lesquels ils apparaissent dans le Trias : ils en diffèrent par la réduction des membres antérieurs, pouvant servir à la pré-

hension, et le plus grand développement des membres postérieurs, servant à la marche bipède ou au saut. Les formes anciennes du groupe sont encore peu éloignées des Crocodiliens inférieurs et surtout des Rhynchocéphales, ainsi le crâne d'*Anchisaurus* offre avec celui d'*Hatteria* la plus grande analogie et la principale différence tient à la présence de la fosse lacrymale en avant de l'orbite. A certains égards, ces formes anciennes sont même moins spécialisées que les Sauropodes, car chez *Zanclodon* et *Hallopus* le sacrum n'est formé que de deux vertèbres, comme chez les autres Reptiles. *Anchisaurus* paraît en avoir eu trois, et les autres Théropodes cinq. Pas de postpubis, ce qui différencie des Ornithopodes.

Les Théropodes devaient être des Carnassiers redoutables ; les dents, présentes sur toute l'étendue de la mâchoire, sont tranchantes et denticulées.

Il y a cinq doigts à chaque membre, le cinquième rudimentaire.

Les ZANCLODONTIDÉS peuvent être regardés comme les Théropodes les moins spécialisés : il n'y a que deux vertèbres au sacrum ; toutes les vertèbres sont amphicœliques et pleines ; cinq doigts à chaque membre. *Zanclodon* Plien. (Trias supér. d'Allemagne) et *Dimodosaurus* Pid. et Chop. (Trias supérieur de Poligny) sont des formes gigantesques.

Chez les MÉGALOSAURIDÉS (Jurassique et Crétacé), apparaissent parfois de petites cavités dans l'intérieur des vertèbres et les membres des pattes postérieures sont creux ; les vertèbres cervicales sont opisthocœliques. Le nombre des doigts au membre postérieur est normalement de quatre, parfois de trois ou cinq. Cinq vertèbres sacrées. *Megalosaurus* Buckl. en Europe et *Allosaurus* Marsh en Amérique (6 à 7 mètres) sont les formes les mieux connues.

Les ANCHISAURIDÉS sont encore des formes peu différenciées. Mais les vertèbres et les os des membres sont creux. Trois vertèbres sacrées. Cinquième doigt peu développé à chaque membre. *Anchisaurus* Marsh. Trias d'Amérique.

Chez les CÉRATOSAURIDÉS la plupart des vertèbres sont creuses ; il y a cinq vertèbres au sacrum. Les vertèbres cervicales sont opisthocœliques et les autres amphicœliques. *Ceratosaurus* Marsh, du Jurassique d'Amérique, est remarquable par la présence d'une forte protubérance sur les os nasaux et d'une paire de saillies semblables en avant des orbites ; ces éminences portaient certainement de fortes cornes. La peau était revêtue d'une carapace osseuse ; l'animal atteignait 6 mètres de long (fig. 457).

Chez les Cœluridés tous les os du squelette deviennent pneumatiques. *Cœlurus* Marsh (Jurassique supérieur et Wealdien) était relativement petit (2 à 3 mètres). Il est remarquable par l'allongement longitudinal des vertèbres, la longueur



Fig. 460. — *Compsognathus longipes* Wagn. Kimméridgien, Kelheim (Zittel).

extrême des métatarsiens très grêles, qui indiquent un sauteur agile.

Compsognathidés. *Compsognathus longipes* Wagner (fig. 460) est l'un des plus petits Dinosauriens. Il ne dépassait pas la taille d'un Chat. Le cou, la queue, les pattes postérieures sont très longs; tous les os sont pneumatiques. La patte postérieure est

tout à fait remarquable : trois doigts sont très allongés, tandis que le pouce est très court et le cinquième doigt réduit à un métatarsien rudimentaire. L'astragale est soudée au tibia. Ces caractères rapprochent beaucoup la patte de *Compsognathus* de celle des Oiseaux. Le crâne ressemble aussi à celui des Oiseaux par sa forme. Un seul exemplaire, remarquablement conservé, se trouve au musée de Munich (Ptérocérien de Kelheim).

3e SOUS-ORDRE. — ORTHOPODES.

Dinosauriens herbivores, marchant sur 2 ou 4 pattes, bassin pourvu de postpubis.

Le sous-ordre des Orthopodes comprend les types les plus spécialisés des Dinosauriens, ceux chez lesquels l'évolution des membres et des ceintures, en particulier, est poussée le plus loin : ainsi le pubis envoie en arrière un long processus, le *postpubis*, parallèle à l'ischion, qui comme lui est long, étroit, et dirigé en arrière et en bas. Ces caractères sont tout à fait exceptionnels chez les Reptiles, et deviennent au contraire constants chez les Oiseaux (1). L'iléon a un processus préacétabulaire. Le membre antérieur a 5 doigts, et le postérieur 3 ou 4. L'astragale est soudée au tibia. Le crâne se distingue de celui des autres Dinosauriens par la réduction ou la disparition de la fosse lacrymale.

Les Orthopodes sont herbivores et les dents manquent en avant des mâchoires; elles sont comprimées, crénelées, et se remplacent fréquemment.

Par leur port général, les Orthopodes rappellent soit les Sauropodes, soit les Théropodes. D'une part, en effet, les Stégosauriens et les Cératopsiens sont quadrupèdes, et leur membre antérieur est à peine plus court que le membre postérieur; d'autre part, les Ornithopodes ont la station bipède et se rapprochent des Oiseaux plus que tout autre groupe de Dinosauriens. De plus, des adaptations spéciales des plus curieuses s'observent dans les deux premiers de ces groupes, et ont conduit Marsh, qui les a découverts, à les séparer complètement des Ornithopodes. Néanmoins, à cause de la conformité de structure des membres et des ceintures, nous sommes en droit de maintenir, avec la plupart des auteurs, le sous-ordre des Orthopodes formé de 3 branches divergentes, ayant des ancêtres communs déjà spécialisés dans le sens indiqué.

(1) Voir plus loin, page 833, les restrictions que des travaux récents sur l'Embryogénie des Oiseaux semblent apporter à cette manière de voir.

1er *Groupe. — Stégosauriens.*

Ce sont les formes les plus voisines des Sauropodes : toutes les

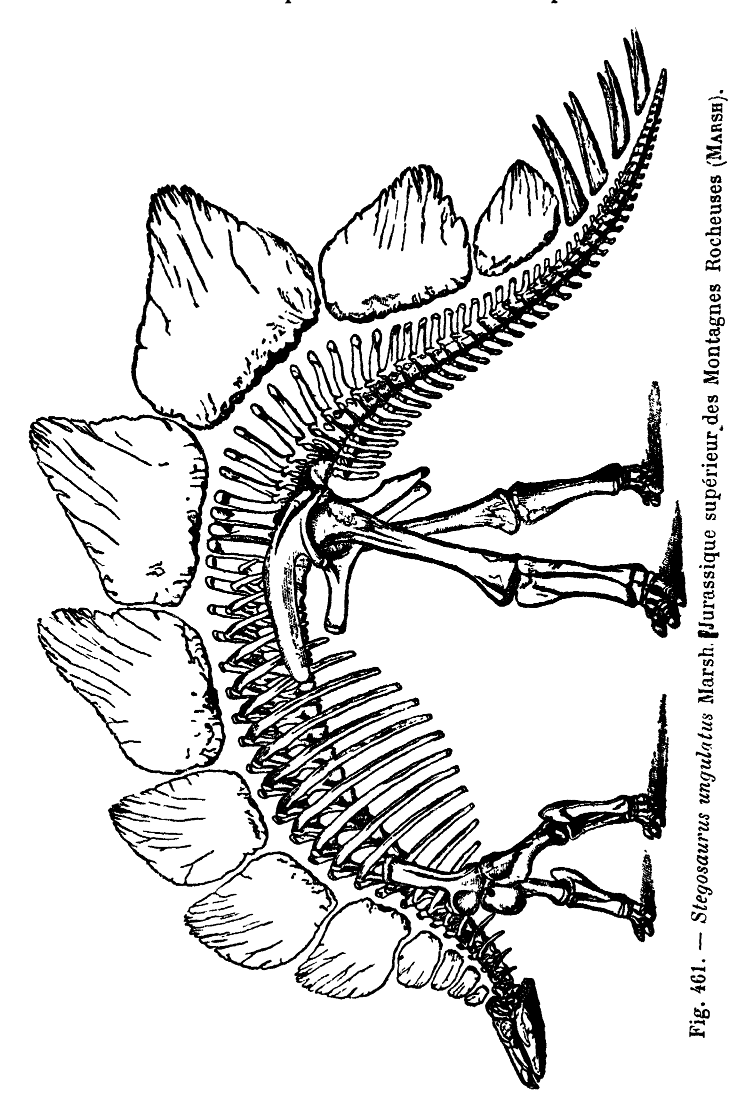


Fig. 461. — *Stegosaurus ungulatus* Marsh. Jurassique supérieur des Montagnes Rocheuses (Marsh).

vertèbres sont biconcaves : ils rappellent au premier abord *Brontosaurus* par la petitesse extrême de leur tête, et l'énormité de leurs membres et de leurs vertèbres. Ils étaient fortement cui-

rassés, et leur revêtement dermique se hérissait fréquemment d'épines. Le crâne est remarquablement effilé.

Les Scélidosauridés se rencontrent en Europe du Lias au Crétacé inférieur. Ils sont caractérisés par l'astragale non soudée au tibia, et la présence de 4 doigts à la patte postérieure. *Scelidosaurus* Ow. Lias d'Angleterre; *Hylæosaurus* Mant. Wealdien.

Les Stégosauridés, où l'astragale est soudée au tibia et qui ont 3 doigts au membre postérieur, se rencontrent dans le Jurassique supérieur des Montagnes Rocheuses. *Stegosaurus* Marsh (fig. 461) était un animal étrange. La colonne vertébrale était surmontée par d'énormes plaques osseuses, placées verticalement, et remplacées dans la région postérieure par de longues épines disposées par paires. Le canal neural s'élargit dans le sacrum, au point que dans cette région, la moelle épinière devait atteindre au moins dix fois le diamètre de l'encéphale. Cette exagération des centres nerveux inférieurs est évidemment en connexion avec l'importance énorme qu'ont prise les membres inférieurs et la queue.

2e *Groupe. — Cératopsiens.*

Les Reptiles gigantesques que Marsh a récemment décrits, qui forment pour lui un ordre spécial sous le nom de *Ceratopsia*, montrent une adaptation unique chez les Reptiles, et que nous retrouverons, moins accusée, chez quelques Mammifères. Le mieux connu des 7 ou 8 genres de ce groupe, *Triceratops* Marsh, mérite d'être décrit avec quelque détail (fig. 462 et 463).

Les dimensions de *Triceratops* dépassent celles de tous les êtres terrestres aujourd'hui connus et ne sont surpassées que par celles de certains Cétacés : le crâne pouvait atteindre 2 mètres.

L'aspect extraordinaire, tout à fait unique de la tête, est dû à des particularités d'adaptations en vue de la défense par le moyen de cornes énormes. Le crâne est de forme triangulaire, très large en arrière, très aigu en avant, la région frontale, presque tranchante, se termine par un os spécial, d'origine dermique, sans homologue chez les autres Vertébrés : c'est l'*os rostral*, situé en avant des prémaxillaires ; il devait être recouvert d'un fort bec corné, de même qu'un autre os supplémentaire, le *prédentaire*, situé en face du précédent en avant de la mâchoire inférieure. L'animal était donc armé d'une forte armature tranchante analogue au bec des Tortues.

En second lieu les os nasaux, soudés chez les vieux individus, rétrécis en avant, se terminent par une forte éminence médiane, qui supportait une corne puissante. Deux autres cornes, symétriques, encore plus développées, se trouvent plus en arrière, au milieu du crâne. Elles sont produites par des expansions énormes auxquelles prennent part le postfrontal et le postorbital. Il est évident qu'elles étaient recouvertes d'un étui corné, comme chez les Bovidés. A la base de ces cornes sont les orbites, tournées vers l'extérieur, et en arrière les fosses supra-temporales.

Le crâne se termine en arrière par une vaste expansion des pariétaux et des squamosaux, entre lesquels s'ouvrent les fosses temporales supérieures. La crête ainsi constituée est bordée par des ossicules recouverts par un épais revêtement corné. Il est évident que cette formation étrange servait de surface d'insertion à des muscles puissants destinés à maintenir et à

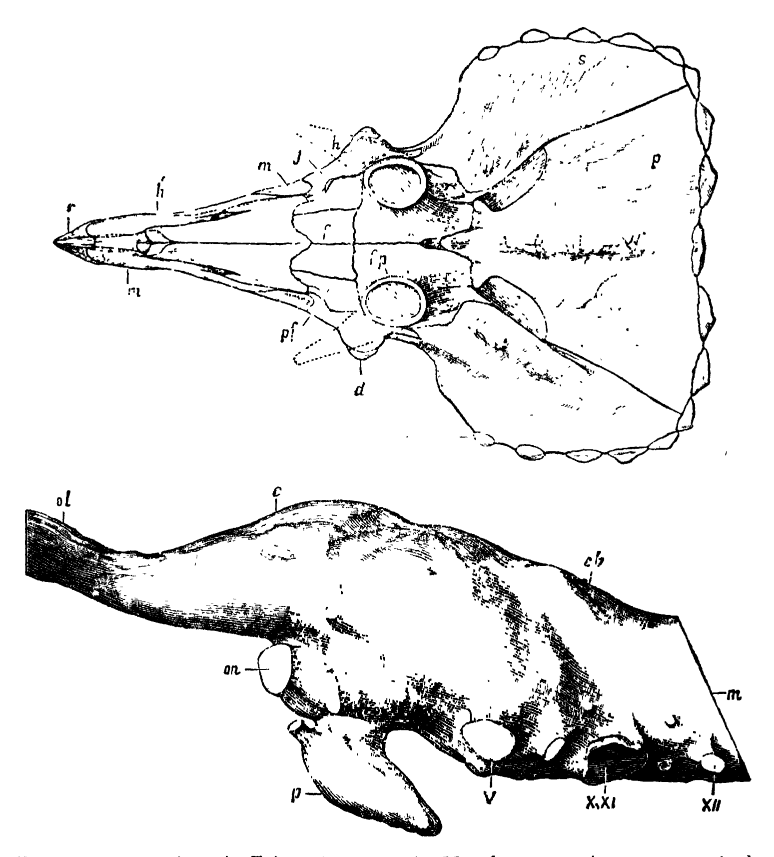


Fig 462. — A, crâne de *Triceratops serratus* Marsh vu par-dessus : *r*, rostral ; *pm*, premaxillaire ; *h'*, surface d'insertion de la corne nasale ; *m*, maxillaire ; *j*, jugal ; *h*, corne latérale ; *n*, nasal ; *f*, frontal ; *pf*, préfrontal ; *fp*, post-frontal ; *d*, os épijugal ; *s*, squamosal ; *p*, pariétal ; *c*, fosse supra-temporale ; *x*, foramen pariétal ; *e*, plaques osseuses *époccipitales* (Marsh). — B, moule de la cavité encéphalique de *Triceratops serratus* Marsh, vue de côté (× 1/2) : *c*, hémisphères cérébraux ; *cb*, cervelet ; *m*, bulbe rachidien ; *ol*, lobes olfactifs ; *on*, nerfs optiques ; *p*, hypophyse (Marsh).

mouvoir cette lourde tête dont les os sont épais et massifs. Le condyle occipital est très grand et sa forme sphérique indique une grande facilité de mouvements. En relation avec cette adaptation, il faut remarquer encore la soudure intime de l'atlas et de l'axis, et même, chez les vieux individus, de la troisième vertèbre.

Les dents, par une exception unique chez les Reptiles, ont *deux racines*.

Leur couronne est subconique, a deux faces. Elles manquent à la partie antérieure de chaque mâchoire.

Les ceintures et les membres ne sont pas moins bizarres que les autres parties du squelette. La ceinture scapulaire est presque réduite au scapulum. Le coracoïde, très petit, finit par se souder au précédent. On sait que

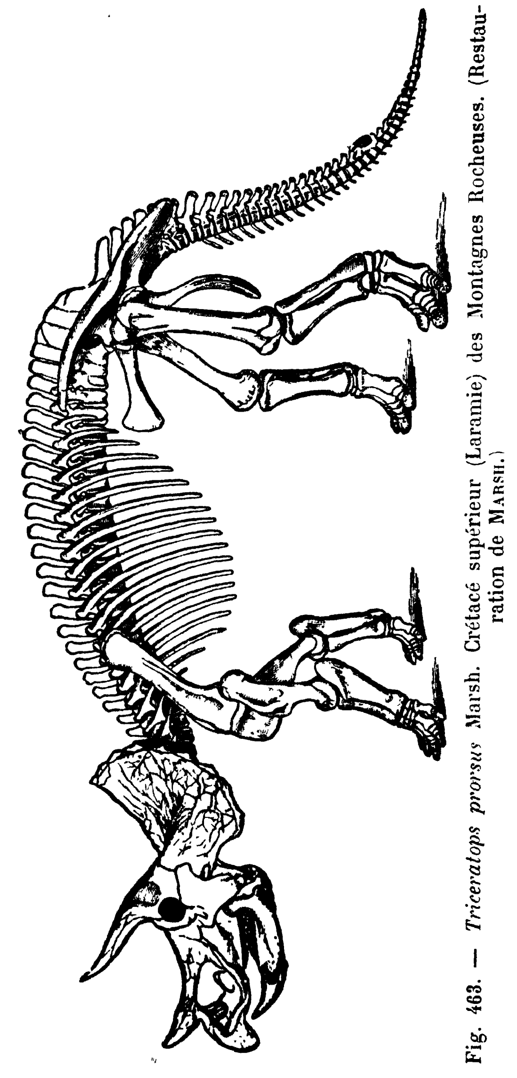


Fig. 463. — *Triceratops prorsus* Marsh. Crétacé supérieur (Laramie) des Montagnes Rocheuses. (Restauration de MARSH.)

la clavicule manque chez tous les Crocodiliens, et ici il n'y a rien encore qui rappelle le sternum.

Le bassin s'adapte à un *sacrum* énorme qui ne comprend pas moins de *dix vertèbres*, quatre d'entre elles représentant manifestement le sacrum primitif. L'iléon est une très longue plaque horizontale s'étendant bien loin en avant et en arrière de l'acétabulum.

Les membres antérieurs et postérieurs sont presque égaux : les antérieurs ont cinq doigts et les postérieurs trois ; l'animal est digitigrade et pourvu d'ongles puissants. Enfin le corps était protégé par une épaisse cuirasse ornée d'épines, de bosses, de plaques dont la position n'est pas encore bien connue.

Torosaurus Marsh (1), entre autres particularités bizarres, présente deux larges perforations symétriques, percées dans les pariétaux soudés, qui forment à eux seuls les deux tiers de la surface du crâne. *Ceratops* Marsh n'a que deux cornes. Ces 3 genres, avec d'autres incomplètement connus, proviennent des couches de Laramie des Montagnes Rocheuses. Le groupe est peut-être représenté en Europe (*Struthiosaurus* Bunzel, Turonien des environs de Vienne).

3e Groupe. — Ornithopodes.

Les Ornithopodes sont les Dinosauriens où les caractères aviens sont le plus accentués : le postpubis est très long, le tibia s'ar-

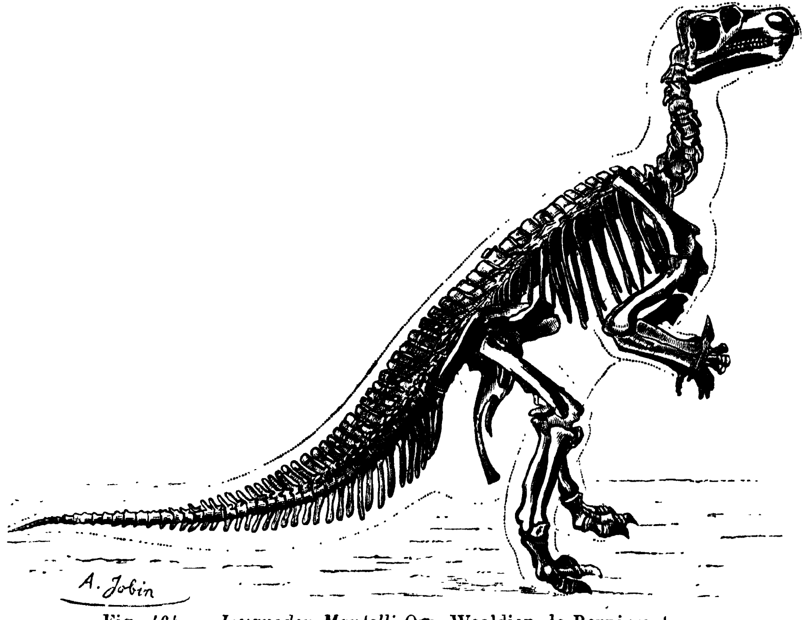


Fig. 464. — *Iguanodon Mantelli* Ow. Wealdien de Bernissart.

ticule seul avec l'astragale et le calcanéum, le péroné restant bien en arrière. Les membres antérieurs sont peu développés, et les os des membres sont creux.

(1) Marsh, *Ann. Journ. of Science.* XLIII, 1891 et 1892.

Les **Iguanodontidés** sont parmi les mieux connus des Dinosauriens, grâce aux belles restaurations, faites par Dollo, d'*Iguanodon bernissartensis* et d'*I. Mantelli* du musée de Bruxelles.

Le gisement d'où proviennent ces animaux est constitué par une poche de sables Wealdiens creusée dans le Houiller à Bernissart, près de Tournai. De Paw a retiré de ces sables des ossements qui se rapportent à 22 individus, dont 2 ont été montés sans qu'il manque une pièce au squelette. *I. bernissartensis* mesure environ 11 mètres de long. Il se tenait évidemment sur ses pattes de derrière, pourvues de 3 doigts et digitigrades. La tête est relativement assez grande. Les dents, en forme de spatule, recourbées, bordées de 2 sillons crénelés, sont ornées de plis longitudinaux. Elles s'usent fortement les unes sur les autres. On trouve en dedans de la rangée des dents en fonction plusieurs rangées de dents de remplacement plus réduites : toutes s'insèrent dans des alvéoles. Le bassin ressemble beaucoup à celui des Oiseaux.

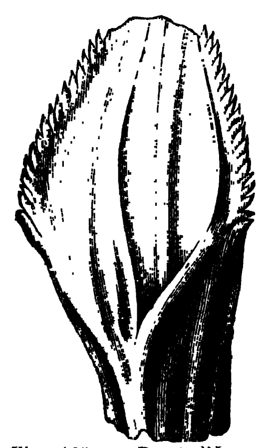


Fig. 465. — Dent d'*Iguanodon*.

Iguanodon Mant. est assez commun dans le Wealdien; on trouve dans les sables du Weald en Angleterre des traces de pattes à 3 doigts qui se rapportent exactement à ce type et qui prouvent que les doigts présentaient des palmures peu développées.

Les Hadrosauridés diffèrent des Iguanodontidés principalement en ce que plusieurs rangées de dents sont en fonction simultanément : elles s'adaptent latéralement les unes aux autres, formant une sorte de pavage.

Hadrosaurus Leidy est parmi les Dinosauriens un type aberrant par la forme étrange de son crâne : les prémaxillaires s'élargissent démesurément sur le côté, de sorte que le museau prend la forme d'une spatule, avec une forte crête médiane. Couches de Laramie d'Amérique.

Nanosauridés. — *Nanosaurus* Marsh est l'un des plus petits Dinosauriens connus. Les os sont pneumatiques. Il est incomplètement connu (Jurassique supérieur du Colorado).

Ornithomimidés. — On n'a trouvé malheureusement jusqu'ici que les membres de ce type curieux, qui forme nettement passage aux Oiseaux. Le membre antérieur n'a que 3 doigts; au membre

postérieur, le 3e métatarsien se rétrécit en haut et passe derrière les 2 autres.

Crétacé supérieur d'Amérique.

§ 3. — Répartition et phylogénie des Reptiles.

L'histoire généalogique des Reptiles présente encore bien des lacunes, quoiqu'elle ait fait depuis quelques années de grands progrès, dus principalement aux recherches d'Huxley, de Seeley, de Credner, de Baur, de Lydekker, de Cope, de Dollo, etc. Peu à peu les intervalles existant en apparence entre les groupes primitivement connus viennent à se combler, et la classe dans son ensemble apparaît comme plus homogène.

Permien. — Les Reptiles sont issus des Batraciens Stégocéphales. Le fait est bien établi et les transitions sont tout à fait graduelles. C'est avec le groupe des Archégosauridés que les affinités sont les plus grandes. Il serait même permis de placer les Stégocéphales en dehors du groupe des Batraciens actuels, dont ils ne sont guère plus rapprochés que les Reptiles inférieurs. C'est ce qu'a fait Credner, qui a réuni récemment ces derniers avec les Stégocéphales dans une classe à part, celle des *Eotetrapoda*. Néanmoins le squelette primitif des Stégocéphales se modifie moins chez les Batraciens que chez les Reptiles, considérés dans leur ensemble ; en particulier la forme des condyles occipitaux est caractéristique de chacune des deux classes telles que nous les conservons ici.

Les formes primitives, à caractères ambigus, se rencontrent dans le Permien. Ce sont les *Cotylosauriens* de Cope (1) encore dépourvus de fosse temporale et dont le crâne est presque identique par son plan à celui des Stégocéphales, quoique la forme bien plus ramassée annonce déjà les Rhynchocéphales. Nous sommes là très probablement en présence des types primitifs de toute la classe des Reptiles, et la description de ces formes, complétée par celle de *Pareiasaurus* du Trias, concorde d'une manière frappante avec l'idée que se fait Zittel du type hypothétique des *Ur-Reptiliens*.

Les couches permiennes contiennent encore des formes où le type Reptilien est déjà plus nettement accentué. Ce sont d'abord des *Thériodontes* véritables (*Naosaurus*, *Clepsydrops*, etc.), des *Anomodontes* (*Lystrosaurus*) pourvus d'une fosse temporale, et aussi des Rhynchocéphales inférieurs (*Proterosaurus*, *Palæohat-*

(1) Cope, *The homologie of the posterior cranial arches in the Reptilia* (*Trans. Am. Phil. Soc.* 1892).

teria), pourvus de 2 fosses temporales. Ces Théromorphes et ces Rhynchocéphales sont d'ailleurs encore peu éloignés les uns des autres, et une forme du Permien d'Amérique, *Diopeus*, est un type intermédiaire des plus curieux.

Trias. — L'évolution des Reptiles est avancée dans le *Trias*. Il est bien évident que nous ne connaissons qu'une faible partie de la faune Permienne, où ont dû exister les types intermédiaires. Tout d'abord le type *Chélonien* est complètement réalisé, et la forme la plus ancienne connue, *Psammochelys*, présente déjà le maximum de différenciation que comporte le groupe. L'origine des Chéloniens est donc difficile à établir, et fort discutée. Cope les fait dériver directement des Cotylosauriens, et cette opinion nous paraît plus probable que celle qui consiste à les rattacher aux Dicynodontes : les types qui présentent les caractères d'infériorité les plus marqués, les Athèques, où l'ossification de la carapace est à peine prononcée, ont en effet le crâne continu et la fosse temporale complètement recouverte, tandis que chez les Dicynodontes existe déjà une arcade temporale. Les Chéloniens forment ainsi une première série indépendante de tous les autres Reptiles, et où la différenciation s'établit dans une direction tout à fait spéciale.

Une seconde série indépendante est constituée par les *Théromorphes*, qui ne s'étendent pas au delà du Trias. Peut-être, avant de s'éteindre, les plus inférieurs de ces animaux ont-ils donné naissance aux Mammifères.

Les *Ichthyoptérygiens* forment aussi à eux seuls une 3e série caractérisée par son adaptation très prononcée à la vie aquatique. Cette adaptation est probablement acquise secondairement, car le représentant triasique du groupe, *Mixosaurus*, est bien plus généralisé que les Ichthyosaures du Jurassique. Cope fait encore dériver cette branche directement des Cotylosauriens.

L'origine des *Sauroptérygiens* est assez difficile à préciser. Ils dérivent, ou bien des Thériodontes inférieurs, par l'élargissement de la fosse temporale qui est bordée par un plus grand nombre d'os, ou bien des Rhynchocéphales primitifs par fusion secondaire des deux fosses. Les relations proposées avec les Chéloniens ne nous paraissent pas sérieusement fondées.

Enfin dans le Trias prend encore naissance une série nettement caractérisée, la plus étendue de toute la classe des Reptiles, car elle part des formes les plus inférieures, arrive aux plus élevés et aux plus spécialisés des Reptiles, et aboutit enfin aux Oiseaux. C'est la série des *Archosauriens* de Baur, qui comprend les Dinosauriens, les Crocodiles et les Ptérosauriens. On s'ac-

corde à la faire dériver des Rhynchocéphales : mais dans cette hypothèse qui nous paraît très justifiée, il faudrait laisser *Aëtosaurus* avec sa fosse supra-temporale unique, en dehors de la série. Les Archosauriens ont de nombreux caractères communs : 2 fosses temporales, une fosse lacrymale ; os carré immobile, dents dans des alvéoles, pas de clavicule, etc. Les types triasiques de Crocodiliens (*Pseudosuchia*) et de Dinosauriens (Théropodes et Sauropodes) sont si voisins que leur distinction est presque arbitraire : c'est dans le Jurassique que la spécialisation sera plus prononcée.

Jurassique. — L'époque Jurassique a été fréquemment et justement appelée le règne des Reptiles. La classe y atteint son plein épanouissement, et toutes les formes connues y sont représentées, sauf les types indifférenciés du Permien et les Théromorphes déjà éteints. Dès le Lias, les adaptations diverses se précisent et les Ordres se séparent avec la plus grande netteté. Les Ptérosauriens se sont déjà détachés des formes indécises de la branche Archosaurienne, et les Orthopodes à longs membres postérieurs ont de nombreux représentants dans le Jurassique. Dans le Jurassique supérieur, un rameau très important se détache des Rhynchocéphales : c'est celui qui forme avec ces derniers la série *Streptostylique*, bien définie si l'on n'y fait pas rentrer les Ichthyoptérygiens. Elle est caractérisée par la présence de 2 arcs temporaux, la mobilité de l'os carré, la présence d'une columelle, l'insertion acrodonte ou pleurodonte des dents. Les *Lacertiliens*, les premiers représentants de la branche issue des Rhynchocéphales, apparaissent dans le Purbeckien.

Crétacé. — L'epoque Crétacée ne montre pas de grands changements dans la faune Reptilienne, sauf l'apparition des Pythonomorphes et des Ophidiens, issus manifestement des Lacertiliens. Le type Reptile atteint son plus haut degré de spécialisation avec les Ptéranodontidés et les Céraptosiens du Crétacé supérieur.

Tertiaire et Actuel. — La fin de la période Crétacée est marquée par l'extinction plus ou moins brusque d'un grand nombre de formes, si bien que pendant tout le Tertiaire la faune Reptilienne dans son ensemble est considérablement diminuée. Les Ichthyoptérygiens, les Sauroptérygiens, les Pythonomorphes, les Ptérosauriens et les Dinosauriens n'ont plus aucun représentant, si bien que dès le début de l'Éocène, la classe est représentée seulement par les types qui se sont maintenus jusqu'à ce jour, c'est-à-dire les Rhynchocéphales, les Lacertiliens, les Ophidiens, les Chéloniens et les Crocodiliens proprement dits. Dans ces 5 ordres n'apparaît même aucun type bien nouveau, et les formes

les plus récemment apparues montrent seulement l'épanouissement des types préexistants, avec des caractères différentiels ayant seulement la valeur de caractères de familles.

Embranchement IX VERTÉBRÉS.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
C. III. REPTILES																
O. I. THÉROMORPHES																
S.-O. I. COTYLOSAURIENS																
S.-O. II. PROCOLOPHONIENS																
S.-O. III. THÉRIODONTES																
S.-O. IV. DICYNODONTES																
Placodontidés																
O. II. ICHTHYOPTERYGIENS																
O. III. RHYNCHOCÉPHALES																
S.-O. I. PROGANOSAURIENS																
S.-O. II. RHYNCHOCÉPHALES s. str.																
O. IV. LEPIDOSAURIENS																
S.-O. I. LACERTILIENS																
S.-O. II. PYTHONOMORPHES																
S.-O. III. OPHIDIENS																
O. V. SAUROPTÉRYGIENS																
O. VI. CHÉLONIENS																
S.-O. I. ATHÈQUES					?			?								
S.-O. II. THÉCOPHORES																
A) Trionychoïdes																
B) Cryptodires																
C) Pleurodires																
D) Amphichélydiens																
Psammochélydés																
O. VII. CROCODILIENS																
S.-O. I. PARASUCHIA																
S.-O. II. PSEUDOSUCHIA																
S.-O. III. EUSUCHIA																
A) Longirostres																
B) Brévirostres																
O. VIII. PTÉROSAURIENS																
O. IX. DINOSAURIENS																
S.-O. I. SAUROPODES																
S.-O. II. THÉROPODES																
S.-O. III. ORTHOPODES																
A) Stégosauriens																
B) Cératopsiens																
C) Ornithopodes																

3e Classe. — OISEAUX (1).

Vertébrés allantoïdiens, à température constante, ovipares, adaptés au vol. Ils sont couverts de plumes; le membre antérieur

(1) A. Milne-Edwards, Recherches anat. et paléont. pour servir à l'histoire

et le membre postérieur subissent des régressions et des soudures qui les rendent propres respectivement au vol et à la station bipède. Articulation occipitale constituée par un condyle.

Les Oiseaux constituent très probablement un rameau terminal issu des Reptiles, et atteignant une élévation organique qui n'est jamais réalisée chez ces derniers et qui se retrouve au contraire chez les Mammifères. La plupart des caractères différentiels portant sur les viscères, peuvent être considérés comme résultant d'un perfectionnement progressif pur et simple; mais de plus les Oiseaux présentent de nombreuses particularités, visibles principalement sur le tégument et le squelette, qui ont pour résultat l'adaptation au vol, plus complètement réalisée chez eux que partout ailleurs.

Les relations assez étroites qui existent entre les Reptiles et les Oiseaux avaient amené Huxley à réunir ces deux groupes dans un même sous-embranchement, celui des *Sauropsidés*, qui s'opposait à celui des Ichthyopsidés et à celui des Mammifères. Sans contester ces relations, nous pensons, avec la plupart des Paléontologistes, que les transitions entre les Reptiles et les Batraciens sont encore bien plus étroites, et que dès lors il est préférable de conserver la répartition des Vertébrés en cinq classes.

L'immense majorité des Oiseaux fossiles aujourd'hui connus ne diffèrent que très peu des formes qui subsistent à l'époque actuelle. En laissant de côté quelques formes du Tertiaire inférieur incomplètement décrites, on peut dire que trois types éteints seulement présentent des particularités remarquables : ce sont précisément des formes mésozoïques les plus anciennes du groupe (dans l'état actuel de nos connaissances); elles sont toutes les trois pourvues de dents. La plus ancienne, *Archæopteryx*, a été trouvée dans le Ptérocérien de Solenhofen; les deux autres, *Hesperornis* et *Ichthyornis*, proviennent du Crétacé moyen du Kansas. Ces trois types appartiennent respectivement aux trois grandes sous-classes dans lesquelles se divise la classe des Oiseaux, celles des *Saururæ*, des *Ratitæ* et des *Carinatæ*.

L'étude sommaire des diverses parties du squelette va nous montrer par quels processus le squelette des Oiseaux a pu dériver de celui des Reptiles; elle mettra en évidence ce fait intéressant qu'*Archæopteryx* a conservé un grand nombre de caractère Reptiliens, dont on retrouve encore des traces dans les embryons d'Oiseaux.

Si la Paléontologie n'a permis jusqu'ici la découverte que d'un

des Oiseaux fossiles. 1867-72. — Résumé dans *Ann. Sc. Nat.* (5) 1872. — Fürbringer, Unters. zur Morph. und Syst. der Vögel, Amsterdam. 1888.

petit nombre d'Oiseaux de type bien spécial, elle a du moins rendu à l'Ornithologie un service important: il est intéressant de signaler, en effet, que c'est en abordant l'étude des Oiseaux fossiles de la France que M. A. Milne-Edwards a réussi en 1867 à décrire les diverses parties du squelette avec assez de précision pour qu'il soit possible de déterminer à quel ordre et même souvent à quel genre appartient un os quelconque même pris isolément.

§ 1. — Morphologie du Squelette.

Colonne vertébrale. — Les vertèbres des Oiseaux ont des surfaces d'articulations tout à fait caractéristiques : elles ont une forme de selle, convexe sur une coupe médiane, concave sur une coupe transverse. Deux types fossiles seulement ont les vertèbres amphicœliques, ce qui constitue une persistance de caractère reptilien: ce sont *Archæopteryx* et *Hesperornis*. La partie la plus intéressante de la colonne vertébrale est le *sacrum*, qui se compose essentiellement de trois vertèbres; mais à ces trois pièces fondamentales, dont les deux dernières sont homologues de celles des Reptiles, viennent se souder des vertèbres lombaires et caudales en nombre variable, si bien que le nombre total des pièces du sacrum varie de neuf à vingt. Nous avons déjà rencontré cette particularité chez les Dinosauriens, et dans les deux cas elle est manifestement due à la même cause, qui est le renforcement du membre postérieur, conséquence de la station bipède.

Les vertèbres caudales se soudent généralement en un os unique (*pygostyle*) qui porte les larges plumes rectrices. Chez *Archæopteryx* et dans les embryons, elles sont au contraire distinctes, assez nombreuses (20 ou plus), et forment une queue proprement dite comparable à celles des Reptiles.

Crâne. — Le crâne des Oiseaux se déduit avec la plus grande facilité de celui des Reptiles de la branche Archosaurienne, et en particulier des Ptérosauriens, par des processus dont la plupart sont déjà indiqués chez ces derniers. Ainsi les Ptérosauriens ont déjà la capsule encéphalique complètement ossifiée et des soudures se manifestent entre plusieurs des os qui la forment. Chez les Oiseaux ces os ne sont distincts que dans le jeune âge, et les sutures s'effacent complètement chez l'adulte. La capsule encéphalique bien plus dévéloppée chez les Ptérosauriens que dans les autres Reptiles, devient ici encore plus volumineuse par rapport au reste de la tête, et les frontaux soudés s'étendent loin en arrière pour prendre part à sa voûte.

Nous avons constaté à mesure qu'on s'élevait dans la série des Ptérosauriens, une tendance à la diminution des fosses temporales, la fosse supérieure manquant même chez les Ptéranodontidés, tandis que la fosse inférieure se resserre entre l'arc squamoso-postfrontal et l'arc quadrato-jugal. Ces considérations permettent d'homologuer les faces latérales du crâne des Oiseaux avec celles des Reptiles ordinaires qui en paraissent fort différentes au premier abord. La fosse supérieure a complètement

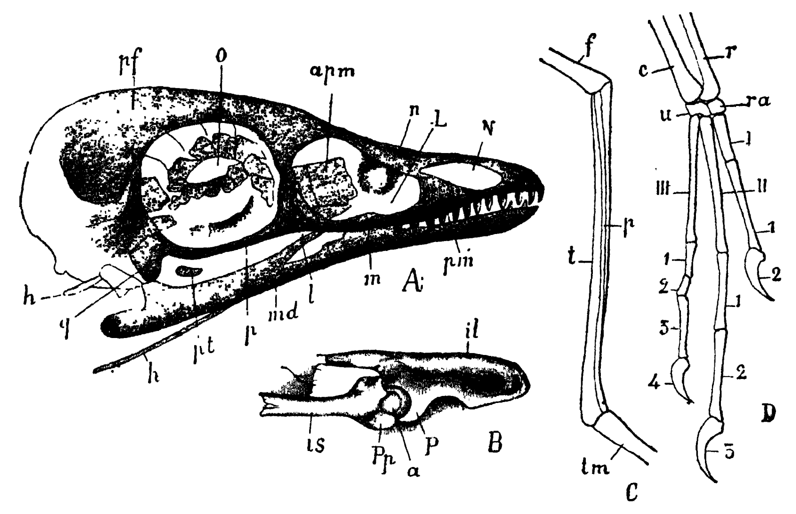


Fig. 466. — Organisation d'*Archæopteryx*. — A, tête (× 3/2) : O, orbite avec anneau sclérotical ; L, fosse lacrymale ; C, narine ; *p*, *f*, pariétal et frontal ; *apm*, apophyse palatine du maxillaire ; *n*, nasal ; *pm*, prémaxillaire ; *m*, maxillaire ; *l*, lacrymal ; *p*, palatin ; *pt*, ptérygoïde ; *q*, carré ; *md*, mandibule ; *h*, hyoïde. — B, bassin ; *il*, iléon ; *p*, pubis (?) ; *a*, acétabulum ; *pp*, postpubis (?) *is*, ischion. — C, portion du membre postérieur ; *f*, fémur ; *t*, tibia ; *p*, péroné ; *tm*, tarso-métatarse. — D, main : *r*, radius ; *c*, cubitus ; *u*, ulnaire ; *ra*, radial ; I, II, III, métacarpiens ; 1-4, phalanges (Dames).

disparu ; quant à la fosse inférieure, elle est confondue avec l'orbite par suite de l'avortement de l'arc squamoso-postfrontal : l'os postfrontal manque lui-même, de sorte que la cavité commune est très grande ; elle est bordée en avant par l'os lacrymal, en bas par l'arc inférieur, très grêle, formé de l'os carré, du quadrato-jugal et du jugal aboutissant au maxillaire. Les deux cavités symétriques sont séparées par un septum orbitaire plusieurs fois perforé qui fait défaut chez les Reptiles et marque un perfectionnement. L'os carré est mobile, ce qui constitue une différence avec la branche Archosaurienne. En revanche, comme

dans celle-ci, il existe une fosse lacrymale entre les orbites et les narines.

Nous ne pouvons pas nous étendre sur la structure assez variable de la voûte palatine. Elle présente un os spécial impair entre le basi-occipital et le basi-sphénoïde, c'est le basi-temporal, peut-être homologue du parasphénoïde, os de membrane des Batraciens.

L'une des plus grandes différences qui existent entre les Oiseaux et les Mammifères consiste dans la présence d'un *seul condyle occipital*. Les Oiseaux ont ce caractère en commun avec les Reptiles.

Sternum. — Le sternum des Oiseaux est un os volumineux articulé en haut avec une pièce de la ceinture scapulaire (coracoïde) et latéralement avec les côtes. Comme il sert à l'insertion des muscles moteurs de l'aile, ses variations sont liées à la puissance plus ou moins grande du vol chez les divers types et ont été utilisées de bonne heure pour la classification. Les Oiseaux bons voiliers ont le sternum pourvu d'une carène très saillante (*Carinatæ*). Les Oiseaux qui ont perdu la faculté de voler ont au contraire, pour la plupart, le sternum plat (*Ratitæ*). Le sternum d'*Archæopteryx* est malheureusement inconnu.

Côtes. — Les côtes des Oiseaux sont remarquables par l'existence d'appendices dirigés en arrière (*processus uncinati*) qui viennent respectivement s'appuyer sur la côte suivante et contribuent à augmenter la solidité de la cage thoracique. Nous avons déjà signalé l'existence de ces formations chez les Ptérosauriens. En revanche elles manquent chez *Archæopteryx*. Dans ce type, les côtes sont à une seule tête articulaire, elles sont au contraire à deux têtes chez les autres Oiseaux.

Ceinture scapulaire. — La ceinture scapulaire des Oiseaux forme un point d'appui solide au membre antérieur qui doit exécuter des mouvements étendus et puissants, et elle est fermement unie au sternum où s'insèrent les muscles moteurs de l'aile. Le scapulum et le coracoïde sont conformés comme chez les Ptérosauriens : le premier de ces os est en forme de sabre, et s'étend loin en arrière le long de la colonne vertébrale. Le second concourt avec le scapulum à la formation de la cavité glénoïde où s'articule l'humérus; il s'insère au sternum par son extrémité distale. Chez les *Ratitæ*, ces deux os sont dans un même plan et se soudent fréquemment. Chez les *Carinatæ* au contraire ils forment entre eux un angle bien prononcé et restent distincts. Cette disposition favorise évidemment mieux le vol que la précédente. L'existence de la clavicule sépare nette-

ment les Oiseaux des Ptérosauriens et aussi des autres Reptiles de la branche Archosaurienne. Les deux clavicules ne s'unissent pas sur la ligne médiane chez les *Ratitæ* et quelques *Carinatæ*, mais chez tous les Oiseaux bons voiliers (*Saururæ* et *Carinatæ*), elles se réunissent en un os unique en forme de V, relié par des ligaments à la partie supérieure du sternum. Enfin la ceinture

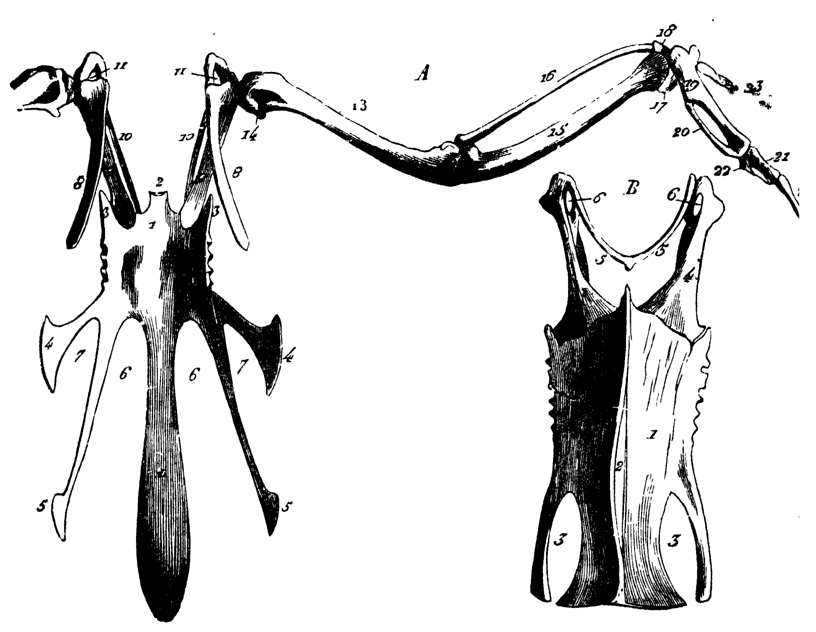


Fig. 467. — A, sternum et aile du Coq (vue interne ou dorsale) : 1, corps du sternum ; 2, apophyse épisternale ; 3, apophyses costales ; 4, 5, apophyses latérales antérieures et postérieures ; 6, 7, échancrures antérieures et postérieures ; 8, scapulum ; 9, coracoïde ; 10, clavicule ; 11, orifice pour le passage du releveur de l'aile ; 13, humérus ; 14, son trou aérifère ; 15, cubitus ; 16, radius ; 17, ulnaire ; 18, radial ; 19, 1er et 2e métacarpiens soudés ; 20, 3e métacarpien ; 21, les 2 phalanges du second doigt ; 22, 3e doigt ; 23, pouce. — B, sternum et ceinture scapulaire d'un *Canard*, vus ventralement : 1, sternum ; 2, bréchet ; 3, échancrure latérale ; 4, coracoïde ; 5, fourchette (clavicules) ; 6, trou du releveur de l'aile (CHAUVEAU).

scapulaire s'atrophie plus ou moins complètement chez les Ratites incapables de voler (Aptérygiens).

Membre supérieur. — La réduction graduelle de la main, en rapport avec l'adaptation au vol, est le fait le plus saillant de l'organisation de l'Oiseau. Aucun Oiseau n'a plus de trois doigts à la main. Ces doigts restent complètement libres chez *Archæopteryx* et sont encore aptes à la préhension, et se terminent par deux phalanges ; le carpe se compose probablement de deux

os. C'est le stade le plus voisin du type normal des Vertèbrés aériens. Il est encore réalisé, d'après les observations récentes de A. Parker, chezl 'embryon d'*Opisthocomus*, forme actuelle que l'on rapporte avec doute aux Gallinacés. Le stade suivant se rencontre chez les jeunes Autruches où les trois métacarpiens sont libres, le premier étant déjà très réduit.

Chez la plupart des autres Oiseaux le pouce se réduit à un court métacarpien et une courte phalange; le plus développé est le deuxième doigt, qui a un fort métacarpien et trois phalanges; le troisième doigt a un métacarpien grêle, soudé au précédent, a deux extrémités et une courte phalange. Il est clair qu'une main ainsi constituée ne peut exécuter que des mouvements de flexion qui suffisent pour le mécanisme du vol. Enfin, la réduction est plus complète chez les Oiseaux incapables de voler : *Hesperornis* n'a plus qu'un faible humérus, qui disparaît lui-même chez les Dinornithidés.

Ceinture pelvienne. — La ceinture pelvienne des Oiseaux



Fig. 468. — Bassin du Poulet, vu latéralement. — *Il*, iléon ; I*s*, ischion ; P, processus pectineal ; P*p*, post-pubis ; A*m*, acétabulum (Huxley).

présente en apparence la plus grande analogie avec celle des Dinosauriens et il semble qu'il n'y ait rien de plus facile que de passer de l'une à l'autre. Nous avons vu que chez les Ornithopodes l'iléon a la forme d'une large lame s'étendant le long de la colonne vertébrale et unie à un assez grand nombre de vertèbres formant sacrum. Il en est de même chez les Oiseaux. De même, dans les deux groupes, les trois os du bassin concourent à la formation de la cavité acétabulaire qui est un large foramen, fermé seulement par des parties molles. De plus, l'ischion bifurqué à sa partie proximale pour concourir à la formation de l'acétabulum, a un très long processus distal dirigé en arrière. L'homologie jusqu'ici est nettement établie entre les deux groupes et il semble au premier abord qu'il en soit de même pour le pubis. Cet os, chez les Ornithopodes. se compose d'une large lame préacétabulaire (*præpubis*) et d'un processus long et grêle postacétabulaire, parallèle à l'ischion (*post-pubis*). Ce pro-

cessus se retrouve chez les Oiseaux, mais le præpubis semble réduit à une forte épine (*processus pectinéal*). Or chez les Oiseaux adultes, les trois os sont intimement soudés et leurs limites ne sont pas visible. Il n'en est pas de même dans les embryons, de sorte que l'étude du développement a pu permettre de déterminer la nature de ces diverses parties. Il semble prouvé d'après les recherches de Bunge et de Mehnert (1), dont les résultats sont acceptés par Zittel, que le postpubis représente à lui seul le pubis normal des Reptiles, qui apparaît comme un long cartilage indépendant, se dirigeant ultérieurement, tantôt en avant (Reptiles), tantôt en arrière (Oiseaux). Le processus pectinéal n'appartiendrait pas au pubis, mais à l'iléon. L'analogie avec les Dinosauriens ne serait donc qu'apparente et résulterait d'un cas de convergence des plus curieux. Malheureusement le bassin d'*Archæopteryx*, où les os ne sont pas soudés et qui permettrait d'élucider définitivement la question, n'est pas complètement connu.

Les os du bassin ne forment généralement pas de symphyse. On trouve seulement une symphyse pubienne chez les Autruches (*Struthio*) et une symphyse ischienne chez les Nandous (*Rhea*). L'ischion se soude généralement au pubis par sa partie postérieure chez les *Carinatæ*.

Fig. 469. — 1, patte de Poulet adulte ; 2, patte d'embryon de Poulet ; *f*, fémur ; t^1, pièce supérieure du tarse, se soudant au tibia ; t^2, pièce inférieure se soudant au métatarse ; *m*, métatarsiens ; *d*, doigts (SCHMIDT).

Membre postérieur. — Deux particularités caractérisent le membre postérieur des Oiseaux. Elles sont toutes les deux en relation avec la station bipède. La jambe de l'Oiseau est en effet formée essentiellement de trois os en plus des phalanges, articulés de manière à permettre seulement des mouvements de flexion et d'extension. Le pé-

(1) Bunge, Zur Entwickl. des Beckengürtels des Amphibien, Reptilien u. Vögel. Dorpart, 1880. — Mehnert, *Morph. Iahrb.* 1888.

roné dès lors n'a plus d'utilité et se réduit à un stylet grêle qui n'atteint pas l'extrémité du tibia : il n'y a d'exception que pour *Archæopteryx*, où le péroné est constitué normalement.

En second lieu, le pied est remarquable par la soudure des métatarsiens II, III et IV en un os unique (os canon ou tarso-métatarse) terminé inférieurement par trois têtes très distinctes pour l'articulation des trois doigts. Les os du tarse se soudent en partie au tibia, en partie à l'os canon. Le pouce n'existe jamais. Quand il y a quatre doigts, le doigt V s'articule à un métatarsien libre, très petit, situé à côté de l'os canon ; chez *Archæopteryx* seulement, l'os canon est formé par la soudure des quatre métatarsiens.

La soudure des métatarsiens est caractéristique de tous les Oiseaux vivants et fossiles et les distingue nettement des Dinosauriens.

Les embryons d'Oiseaux montrent des stades plus voisins du type primitif; ainsi chez les embryons de Poulet, le péroné s'étend jusqu'à l'extrémité du tiba; le tarse est composé de deux os qui se soudent ultérieurement au tibia et au métatarse; ce dernier est formé de quatre os distincts (fig. 469).

1re Sous-Classe. — *SAURURÆ*.

En 1860 on découvrit dans les schistes kimmeridgiens d'Eichstädt, l'empreinte d'une plume, qui indiquait l'existence, non soupçonnée jusqu'alors, des Oiseaux dans l'ère secondaire. Ce fossile, conservé au musée de Munich, fut décrit en 1860 par von Meyer, sous le non d'*Archæopteryx lithographica*. La même année, A. Wagner signala la découverte dans le même gisement d'un fossile extraordinaire, pourvu d'une longue queue et d'ailes couvertes de plumes. Il connaissait ce fossile seulement par une rapide esquisse d'Oppel, et le considéra comme un Reptile pourvu de plumes, auquel il donna le nom de *Gryphosaurus*. Mais bientôt Owen (1863), étudiant avec soin l'exemplaire en question, acquis par le British Museum, montra qu'il s'agissait d'un véritable Oiseau, remarquable cependant par des caractères reptiliens, et le rapporta au genre *Archæopteryx* de Meyer. La tête n'était pas conservée dans ce premier individu; mais en 1877, un second exemplaire, appartenant à la même espèce, fut trouvé à Eichstädt, dans un état de conservation si remarquable que presque toutes les pièces du squelette ont pu être décrites. Il est actuellement au musée de Berlin, et a été l'objet de nombreuses publications. La description la plus complète est celle de Dames (1).

Ce qui frappe tout d'abord dans les figures d'*Archæopteryx*, c'est l'existence d'une longue queue, formée de 20 à 21 vertèbres, à chacune desquelles s'insère une paire de plumes. Ce caractère sépare *Archæopteryx* de tous les Oiseaux actuels, où les

(1) Dames, *Palæont. Abhandl.* 1884. Voir la bibliographie dans Zool. Anzeiger, 1886, n° 216.



Fig. 470. — *Archæopteryx lithographica* Wagn. Exemplaire du musée de Berlin (Dames).

vertèbres caudales, peu nombreuses, sont raccourcies et soudées en un os unique (*pygostyle*). La seconde particularité essentielle consiste en ce que le membre antérieur présente une réduction bien moins grande que chez les Oiseaux actuels, et se rapproche beaucoup plus du type ordinaire des Vertébrés; les métacarpiens, en effet, ne sont pas soudés, et l'animal possédait 3 doigts bien développés, indépendants et terminés par des griffes. Le nombre des phalanges est, en allant de dedans en dehors, 2, 3 et 4. Il est évident que la main ainsi conformée pouvait servir à la préhension et qu'elle rappelle plus celle des Reptiles que celle des Oiseaux. Néanmoins, de longues plumes formant une aile bien développée s'insèrent le long de l'avant-bras. Mais l'animal devait être un assez médiocre voilier, car, d'après Dames, la crête qui s'étend le long de l'humérus et où s'insèrent les muscles adducteurs de l'aile les plus puissants est médiocrement développée.

Un troisième caractère rapprochant l'*Archæopteryx* des Reptiles est tiré de la présence de *dents* coniques, implantées dans des alvéoles. On en connaît 13 de chaque côté à la mâchoire supérieure et 3 à la mâchoire inférieure. La sclérotique est ossifiée comme chez beaucoup de Reptiles, en particulier les Ptérosauriens. Enfin les vertèbres sont amphicœliques; les côtes longues et grêles n'ont pas de *processus uncinati* et il y a des côtes ventrales. Le sacrum est formé d'un nombre de vertèbres plus petit que chez les Oiseaux, 5 ou 6, comme chez les Dinosauriens.

En regard de ces caractères qui distinguent *Archæopteryx* des Oiseaux ordinaires, il faut placer ceux qui les y rattachent et les éloignent au contraire des Reptiles. C'est en première ligne l'existence de plumes, absolument caractéristiques des Oiseaux. La tête est tout à fait celle d'un Oiseau : les os sont en effet fermement soudés; la cavité encéphalique est large, l'os frontal très développé; les fosses temporales manquent. De même pour la ceinture scapulaire, les deux clavicules sont soudées sur la ligne médiane (*fourchette*), le scapulum est en forme de sabre et le coracoïde petit. Le sternum n'est pas connu. L'os carré est libre, tandis qu'il est soudé au squamosal chez les Reptiles qui se rapprochent le plus des Oiseaux.

Nous avons vu que le bassin présentait de grandes analogies chez les Dinosauriens, les Ornithopodes et les Oiseaux, de sorte qu'il ne peut pas donner chez l'*Archæopteryx* des renseignements bien précis. Il est d'ailleurs incomplètement connu. Le membre postérieur montre la soudure complète des métatarsiens entre eux et avec la deuxième rangée du tarse, tandis que la

première rangée se soude au tibia. Mais d'autre part, le péroné n'est pas réduit comme chez les Oiseaux ordinaires et s'étend jusqu'à l'extrémité du tibia Il y a 4 doigts pourvus de griffes.

En résumé, les affinités d'*Archæopteryx* ne peuvent être mises en doute et les caractères aviens l'emportent de beaucoup. On doit le considérer comme un Oiseau véritable, mais aussi comme le plus voisin du type Reptilien, encore inconnu, d'où est issue la classe entière des Oiseaux. Chez lui les modifications spéciales du squelette déterminées par l'adaptation au vol, ne sont pas encore complètement achevées.

On définit aussi fréquemment *Archæopteryx* comme un Oiseau ayant conservé à l'état adulte des caractères embryonnaires. Cette manière de voir est fondée sur la présence de nombreuses vertèbres à la queue des très jeunes Autruches, sur la réduction moins grande de la main chez ces mêmes animaux et surtout chez *Opisthocomus*, sur la présence de dents rudimentaires dans des alvéoles chez les embryons de Perroquets. Il est clair que si, comme nous l'admettons, les Oiseaux descendent des Reptiles, l'existence de caractères reptiliens concordants chez les embryons d'Oiseaux et chez le type le plus ancien de la classe s'explique d'elle-même.

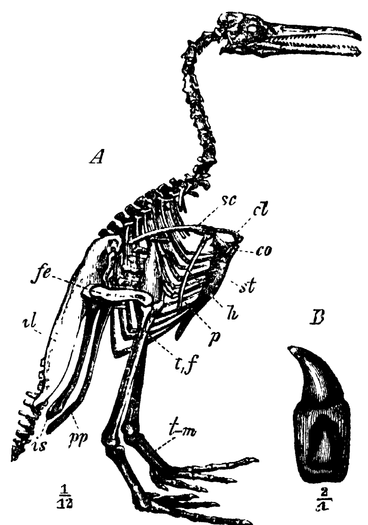


Fig. 471. — *Hesperornis regalis* Marsh. Crétacé moyen du Kansas. — A, squelette restauré ; *sc*, scapulum ; *cl*, clavicule ; *co*, coracoïde ; *st*, sternum ; *h*, humérus ; *t*, côtes ; *il*, ilcon ; *is*, ischion ; *pp*, post-pubis ; *fe*, fémur ; *t,f*, tibia, péroné ; *tm*, tarso-métatarse. — B, une dent avec le germe de la dent de remplacement (Marsh).

2e Sous-Classe. — *RATITÆ*.

Sternum plat ; clavicules non soudees, parfois rudimentaires ou manquant complètement. Coracoïde dans le prolongement du scapulum et parfois soudé avec lui. Ischion non soudé à l'iléon.

1er Ordre. — ODONTOLCÆ.

Ratitæ pourvus de dents. Membre antérieur rudimentaire.

Hesperornis Marsh a été trouvé par Marsh dans les couches à *Pteranodon* (Crétacé moyen) du Colorado et du Kansas. C'était un Oiseau de grande taille, pouvant atteindre 1 mètre, présen-

tant tous les caractères généraux des Ratitæ, mais remarquable par la présence de dents nombreuses (14 en haut, 33 en bas de chaque côté), aiguës et recourbées, insérées par une forte racine dans des alvéoles creusés dans une rigole commune. Le squelette montre une adaptation très marquée à la vie aquatique : le membre postérieur est puissant, remarquable par le raccourcisse-

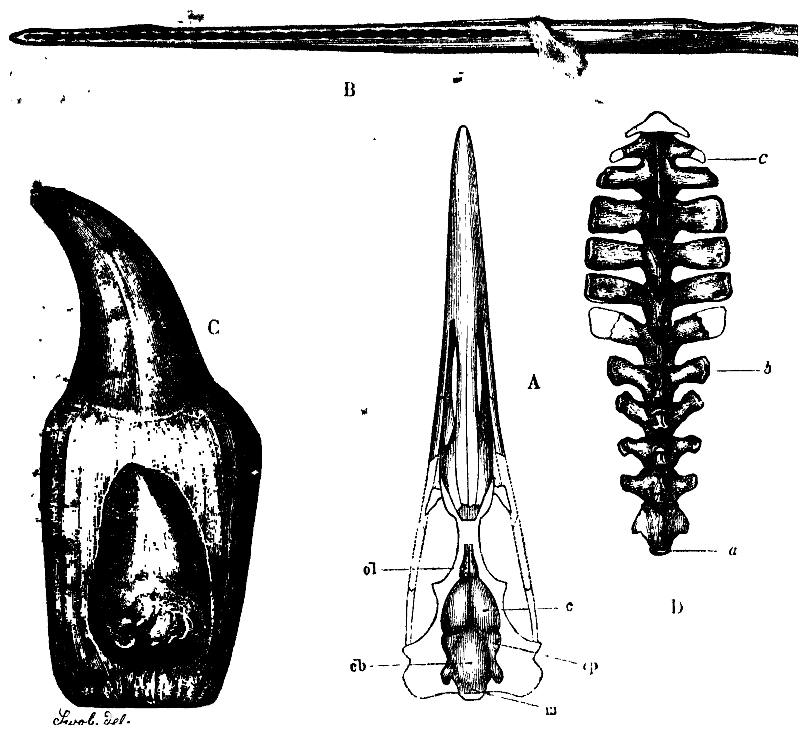


Fig. 472. — *Hesperornis regalis*. — A, crâne, avec le moulage du cerveau ; *ol*, lobes olfactifs ; *c*, hémisphères ; *op*, lobes optiques ; *cb*, cervelet ; *m*, bulbe rachidien. — B, mâchoire inférieure, vue par dessus, montrant les alvéoles dentaires. — C, dent et germe d'une dent de remplacement (grossi). — D, terminaison de la colonne vertébrale (MARSH).

ment du fémur, hérissé de fortes crêtes, et la longueur du tibia. Le tibia, le tarso-métatarsien et les doigts présentent les plus grandes analogies avec ceux des Oiseaux plongeurs et en particulier les Grèbes. Le membre antérieur, réduit à un stylet grêle représentant l'humérus, était absolument incapable de voler. La queue était bien mieux développée que chez les Oiseaux ordinaires, et, par le grand développement des apophyses transverses, offrait une large surface qui en faisait un organe de pro-

pulsion capable de se mouvoir dans un plan vertical. *Hesperornis* devait être un Oiseau plongeur et nageur, se nourrissant de Poissons. Les affinités de ce type sont surtout nettes avec les Colymbidés (Plongeons) et les Podicipidés (Grèbes) parmi les Carinates (Fürbringer, Zittel, etc.).

Dans son ensemble, le groupe des Aptérygiformes semble un rameau régressif détaché de la branche qui aboutit aux Rallidés et aux Crypturidés (Tinamous) de l'Amérique du Sud, Gallinacés ayant un certain nombre de caractères des Ratitæ.

2e Ordre. — APTÉRYGIFORMES.

Ratitæ dépourvus de dents. Membre antérieur réduit à l'humérus, pouvant manquer ; ceinture scapulaire rudimentaire ou nulle.

Les Aptérygiformes sont les *Ratitæ* où la régression du membre supérieur est poussée le plus loin, l'aile n'existe plus, et le squelette en est réduit chez *Apteryx* à un court humérus caché sous la peau. La ceinture scapulaire est au complet chez *Apteryx*, mais tous les os en sont peu développés ; elle est réduite chez les Dinornithidés à un très petit coracoïde. En revanche les membres postérieurs sont très puissants, pourvus de 3 doigts en général. La queue est peu développée et ne porte pas de plumes rectrices.

Le groupe n'est plus représenté à l'époque actuelle que par le célèbre *Apteryx* de la Nouvelle-Zélande, forme de petite taille, type de la famille des Aptérygidés, à laquelle appartient aussi un genre gigantesque, *Megalapteryx* Haast, du Quaternaire de la même région.

Les Dinornithidés, localisés aussi dans la Nouvelle-Zélande, ont disparu pendant la période actuelle, exterminés probablement par l'homme. Leurs restes sont très communs dans les alluvions quaternaires et modernes, dans les cavernes et les tourbières, et un grand nombre de squelettes entiers ont pu être reconstitués. Les œufs, de grande taille, avec leurs couleurs, des plumes et même des fragments de peau ont été fréquemment retrouvés.

Les Dinornithidés se distinguent des Aptérygidés par leur bec beaucoup plus court, par la petitesse extrême de leur tête, le plus grand nombre des vertèbres cervicales, la réduction plus grande de la ceinture scapulaire, etc.

Dinornis Ow. pouvait dépasser 3 mètres de haut (*D. maximus* Ow.). *Palapteryx* Ow., un peu plus petit (2 m.), était plus massif ;

les os du pied atteignaient une épaisseur énorme (*P. elephantopus* Ow.).

Æpyornis I. Geoff. est le plus grand des Oiseaux que l'on connaisse; ses œufs atteignent un volume de près de 8 litres, et sont trois fois plus gros que les œufs d'Autruche. Il est à l'heure actuelle très incomplètement connu, mais des ossements nombreux, rapportés de Madagascar par M. Grandidier (oct. 1893), vont permettre incessamment d'en faire une description et une restauration complète. Des renseignements succincts qui nous ont été obligeamment communiqués par M. Filhol, il résulte qu'*Æpyornis* n'est pas très éloigné des autres Aptérygiformes, qu'il avait les plus grandes analogies avec l'*Apteryx* ; le sternum en particulier est très semblable dans les deux types.

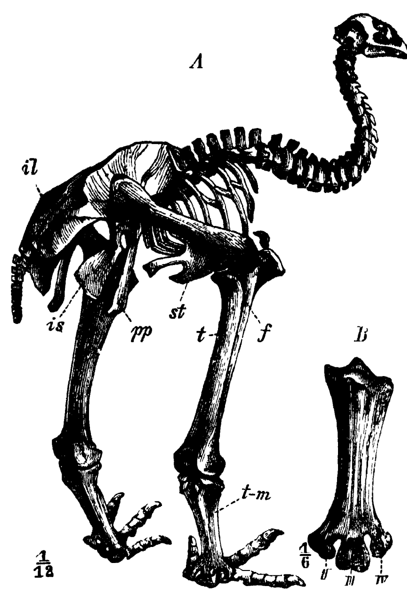


Fig. 473. — *Dinornis parvus* Ow. — Quaternaire de la Nouvelle-Zélande. — A. restauration; *a*, sacrum; *is*, ischion; *pp*, post-pubis; *st*, sternum; *t*, tibia; *f*, péroné; *tm*, tarso-métatarse. — B, tarso-métatarse isolé. II, III, IV, têtes articulaires des phalanges (Owen).

Æpyornis est localisé dans les dépôts quaternaires et récents de Madagascar.

3e Ordre. — STRUTHIONIFORMES.

Ratitæ dépourvus de dents ; membre antérieur complet, pourvu de plumes, mais impropre au vol.

Les trois familles dont se compose ce groupe, les Struthionidés (Autruches), les Casuaridés (Casoars) et les Rhéidés (Nandous) sont souvent élevées au rang d'ordres distincts, et ils ont, d'après Fürbringer, des origines séparées; les Struthionidés seraient les plus inférieurs des Oiseaux actuels, ils descendraient d'un type peu éloigné d'*Archæopteryx;* les deux autres groupes auraient leurs points de départ un peu plus haut dans l'échelle. La Paléontologie ne nous apprend rien à cet égard.

Un *Struthio* et probablement un *Dromæus* (Émeu) ont été

trouvés dans le Pliocène inférieur de l'Inde, et l'on connaît des *Rhea* (Nandous) dans le Pliocène, dans l'Amérique du Sud où ils vivent actuellement.

Appendice aux Ratitæ.

A. Gastornithidés (1).

Gastornis Héb., découvert en 1855 dans le conglomérat de Meudon, et retrouvé depuis par M. Lemoine à Cernay près Reims (Suessonien inférieur), est l'un des plus grands Oiseaux qui aient jamais existé : il pouvait mesurer près de deux fois la taille d'un homme. Il n'est malheureusement pas complètement connu, et le sternum en particulier n'a pas été découvert. La tête présente cet intérêt considérable que les sutures des os ne sont pas fusionnées. C'est là un caractère tout à fait exceptionnel parmi les Oiseaux, puisque les sutures disparaissent à l'état adulte même chez *Archæopteryx* et les Oiseaux crétacés. Il est probable que la mâchoire inférieure tout au moins est creusée d'alvéoles servant à l'implantation des dents. Les os du bassin sont distincts. Ce sont là manifestement des caractères Reptiliens. D'autres particularités des os du membre antérieur assez réduit et de la mâchoire inférieure rappellent les Struthionidés; enfin le membre postérieur semble indiquer une adaptation à la nage qui a conduit tout d'abord à rapprocher *Gastornis* des Palmipèdes.

Remiornis Lem. est encore plus incomplètement connu. Cet Oiseau paraît avoir été au contraire propre à voler.

Dasornis Ow., de l'Yprésien de l'île Sheppey, n'est connu que par la partie postérieure de la tête.

En Amérique, l'Éocène inférieur du Nouveau-Mexique a fourni une forme gigantesque, *Diatryma* Marsh, appartenant probablement au même groupe.

B. Phororacidés.

Dans la République Argentine, les couches de la formation Patagonienne, correspondant probablement à l'Oligocène d'Europe, ont fourni de nombreux débris d'Oiseaux, rapportés par Moreno et Mercerat qui les ont découverts, à quatre familles distinctes, et par Ameghino au contraire à une famille unique. *Brontornis*, *Stereornis*, *Dryornis*, *Darwinornis* M. et M., et

(1) Lemoine, *Recherches sur les Oiseaux fossiles des environs de Reims*, 1878 et 1881.

Phororacus Am. sont des formes gigantesques, dont le sternum et la ceinture scapulaire sont malheureusement inconnus. La tête est remarquable par son grand allongement. Elle semble se rapprocher de celle des Gastornithidés et par suite des Ratitæ. Moreno et Mercerat indiquent de plus des analogies avec les Rapaces et les Palmipèdes.

3e Sous-Classe. — *CARINATÆ.*

Sternum muni d'une forte crête ; clavicules soudées en un os unique (fourchette). Coracoïde faisant avec le scapulum un angle prononcé. Ischion soudé à l'iléon ; vertèbres caudales soudées.

Les *Carinatæ* sont de beaucoup les Oiseaux les plus nombreux aussi bien à l'époque actuelle que dans les temps géologiques. Mais comme la très grande majorité des formes fossiles appartiennent à des genres actuellement vivants ou à des genres voisins de ceux-ci, leur étude ne doit pas nous arrêter longtemps.

Il n'y a probablement pas dans le règne animal de groupe où les divergences des auteurs, en matière de classification, soient aussi tranchées. Dans la plupart des traités classiques, on conserve encore la classification si commode de Cuvier en Palmipèdes, Échassiers, Gallinacés, Grimpeurs, Passereaux et Rapaces, en mettant toutefois à part les Colombins. D'autre part, les Ornithologistes ont pensé qu'il était nécessaire de multiplier beaucoup les grandes coupures pour arriver à une classification naturelle, car les divisions fondées sur les divers caractères du sternum, des becs, des pattes, du tube digestif, etc., ne concordent nullement (1). C'est ainsi que Seebohm (1890) admet pour les Oiseaux 14 ordres répartis en 6 sous-classes, dont une pour les Ratitæ, et Sharpe (1890) 28 ordres divisés en 75 sous-ordres. Furbringer (1888) propose un groupement beaucoup plus simple en apparence : il comprend 7 ordres seulement pour les *Ratitæ* et *Carinatæ*, mais en plus 9 sous-ordres intermediaires ne rentrant pas dans les ordres précédents. Il est vrai que Furbringer a dressé de plus un arbre généalogique qui donne une idée de l'extrême complication que présente la classe dans l'idée de l'auteur Dans cette figure curieuse, on voit un tronc commun composé de types hypothetiques d'où se detachent d'abord séparément 4 petits rameaux à différentes hauteurs. Ce sont 1° les *Archornithes* (*Archæopteryx*) ; 2° les *Struthiornithes* ; 3° les *Hippalectryornithes* (Casoars) 4° les *Rheornithes* (Nandous). Bientôt après, dans un espace très restreint, on voit le tronc commun se diviser en 13 rameaux qui, presque aussitôt, se subdivisent en 27 branches, et la complication augmente tellement qu'il faudrait de nombreuses pages pour en donner une idée.

Nous ne pouvons donner place ici, on le conçoit, à des tableaux aussi compliqués, mais nous avons tenu à en signaler l'existence, car ils mettent bien en évidence le caractère spécial de la classe des Oiseaux prise dans son ensemble. Cette classe est *la plus homogène du règne animal*, et, si l'on en excepte les *Saururæ* et les *Ratitæ*, les types si nombreux qui la composent ont, à peu de chose près, le même degré d'élévation organique. On a dit très justement que, comparé aux Reptiles, le groupe des Oiseaux avait tout au plus la valeur d'un ordre, et encore cette notion ne serait exacte qu'à condition de tenir compte des groupes inférieurs (*Saururæ* et *Ratitæ*). Les

(1) Voir l'historique des essais récents sur la classification des Oiseaux dans Sharpe, *IIe Congrès international ornithologique*, Budapest, 1891.

Oiseaux sont en effet bien moins variés que les Dinosauriens, les Crocodiliens, les Rhynchocéphales et même les Chéloniens. Il est bien établi que le type Oiseau, une fois constitué, n'a varié que dans de très faibles limites; les types si nombreux, mais si peu différents, que nous trouvons, soit actuellement, soit à l'état fossile, ont dû se constituer indépendamment les uns des autres, de sorte qu'un arbre à grosses branches bifurquées ne rendrait nullement compte de la physionomie du groupe. C'est ce que met bien en évidence l'arbre presque verticillé de Fürbringer.

1er Ordre. — ODONTOTORMÆ.

Carinatæ pourvus de dents; aile bien développée.

Ichthyornis Marsh du Crétacé supérieur du Kansas est le genre le mieux connu de ce groupe, peut-être représenté aussi

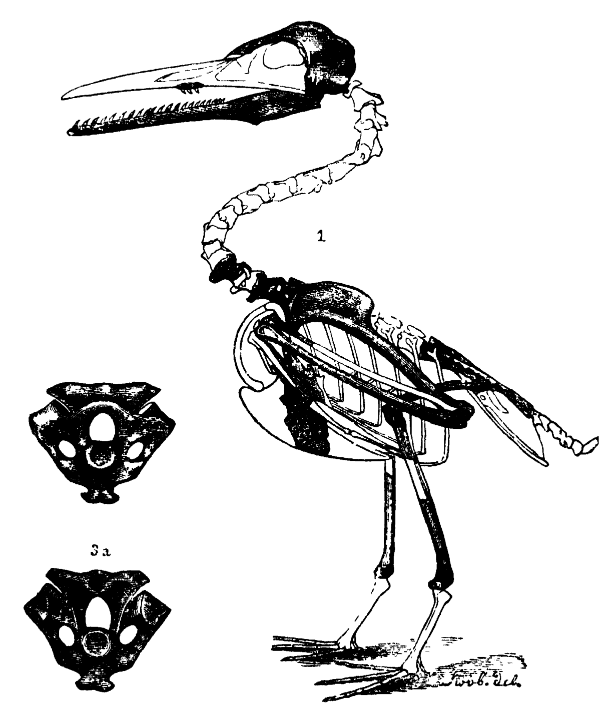


Fig. 474. — *Ichthyornis dispar* Marsh. — Crétacé moyen du Kansas. 1, squelette restauré réduit; 2, mâchoire inférieure, montrant les alvéoles; 3, vertèbre cervicale, face antérieure; 3a, la même, face postérieure (MARSH).

dans le Cénomanien de Cambridge. Sa taille était à peu près celle d'un Pigeon. Les dents, coniques, sont logées dans des alvéoles sur des mâchoires très développées. Ce caractère avait conduit Marsh à réunir *Ichthyornis* avec *Hesperornis* dans un même ordre

des *Odontornithes* ou Oiseaux à dents; mais la conformation du squelette tout entier contredit ce rapprochement. *Ichthyornis* en effet est nettement distingué par le grand développement de sa crête sternale, de l'aile et de la ceinture scapulaire, qui doivent le faire classer parmi les *Carinatæ*. Cependant cet Oiseau a conservé encore, outre la présence des dents, quelques caractères reptiliens qu'on ne rencontre plus chez les Oiseaux tertiaires et actuels. Ainsi les vertèbres sont *amphicœliques*, le cerveau est petit, allongé, avec les lobes optiques à découvert.

2e Ordre. Impennes. — Les Impennes sont rares à l'etat fossile, ce qui est assez singulier, puisque ce sont des Oiseaux aquatiques par excellence. On connaît quelques genres éteints : *Palæeudyptes* Huxl., dans l'Éocène supérieur de la Nouvelle-Zelande, voisin des Pingouins; *Colymboides* M. E., voisin des Plongeons, du Miocène de la Limagne. Parmi les genres vivants, *Podiceps* Lath. est connu dans le Pliocène de l'Orégon, *Alca* L. dans le Quaternaire de la région septentrionale, *Uria* Lath. dans le Pliocène de la Toscane et de l'Amérique.

3e Ordre. Ansériformes (*Lamellirostres*). — *Cygnus* L., *Anas* L. et *Anser* L. sont connus dans tout le Miocene, dans le Pliocène et le Quaternaire.

4e Ordre. Stéganopodes (*Totipalmes*). — Cet ordre commence probablement dans le Cretace supérieur. *Pelecanus* L., *Sula* Briss. et *Phalacrocorax* Briss. se rencontrent dans le Miocène de l'Allier.

5e Ordre. Longipennes (*Tubinares*). — *Larus* L, et *Sterna* L. sont connus dans le Miocène de l'Allier.

Odontoptérygidés. — On rapproche des Longipennes ou des Stéganopodes le curieux genre éteint *Odontopteryx* Ow., de l'argile yprésienne de l'île Sheppey, remarquable par la presence aux deux mâchoires d'épines osseuses, qu'il ne faut pas confondre avec de véritables dents, quoiqu'elles aient évidemment le même rôle physiologique.

6e Ordre. Échassiers. — Les deux groupes bien distincts dont se compose cet ordre sont représentes à l'etat fossile par de nombreuses formes vivant actuellement. Parmi les *Ciconiiformes*, on peut citer *Ibis* L. dans les phosphorites du Quercy et à Saint-Gerand-le-Puy; *Ciconia* L., dans le Miocène inferieur de Mayence et à Pikermi; *Ardea* L. à Sansan. Parmi les *Gruiformes*, on a trouvé dans le gypse Parisien: *Scolopax* L., *Numenius* L., *Rallus* L.; dans le Miocène de l'Allier ou de Sansan, *Numenius* L., *Otis* L., *Grus* L., *Rallus* L., etc.; à Pikermi, *Grus* L., etc.; dans l'Oligocène de Florissant, *Charadrius* L. Le groupe débute dans le Crétacé superieur de New-Jersey (États-Unis) par *Telmatornis* Marsh, de la famille des Rallides.

7e Ordre. Colombins. — De nombreux Colombins sont connus dans le Quaternaire du Brésil. *Columba* L. a été trouve dans l Allier.

A ce groupe appartiennent deux genres curieux qui se sont éteints à l'époque actuelle. *Didus* L. (le Dodo) habitait l'île Maurice, où il a été exterminé en 1681. C'était un Oiseau de grande taille, à tête volumineuse terminée par un bec énorme. La grosseur de la tête était due seulement au développement des cavités aériennes du frontal, et le cerveau était très petit. Le membre antérieur est complètement développé, mais très petit et incapable de voler; il portait seulement une touffe de plumes, de même que la queue. Malgré cela, le sternum présentait une crête très proéminente.

Le Solitaire de l'île Rodrigue, *Pezophas* L., éteint en 1693, était plus grand que le Dodo; il était remarquable surtout par la présence d'une callosite sphérique sur le côté radial du métacarpe; elle devait probablement servir à l'insertion d'un ergot puissant servant d'arme défensive.

8e Ordre. Gallinacés. — *Phasianus* L. et *Taopcrdix* M. Edw. se trouvent

dans le Miocène de Sansan et de Pikermi; *Gallus* et *Palæoperdix* M. Edw. à Pikermi; *Tetrao* L., *Perdix* L., *Lagopus* Vieil, etc., dans le Quaternaire.

9e Ordre. Rapaces. — Les Rapaces diurnes ou *Aëtomorphes* ne sont pas très communs à l'état fossile, sauf dans les dépôts quaternaires du Brésil. *Aquila* L., *Milvus* Cuv. se trouvent à Sansan. Une forme éteinte, *Lithornis* Ow., se trouve dans l'argile yprésienne de Sheppey, et une autre forme gigantesque, *Harpagornis* Haast, dans les dépôts quaternaires de la Nouvelle-Zélande.

Les Rapaces nocturnes ou *Strigomorphes* sont représentés par *Bubo* L. et *Strix* L. dans le Miocène, et par de nombreux fossiles quaternaires.

10e Ordre. Passereaux. — De nombreux genres actuels, comme *Loxia* L., *Fringilla* L., *Motacilla* L., *Corvus* L., se rencontrent dans le Miocène; dans le Quaternaire se trouvent *Turdus* L., *Sylvia* L., *Fringilla* L. Le genre éteint, *Laurillardia* M. E., a été trouvé dans le gypse parisien.

11e Ordre. Cypselomorphes. — *Cypselus* Il. et *Collocalia* M. E. se trouvent dans le Miocène de l'Allier.

12e Ordre. Syndactyles (*Halcyoniformes*). — *Cryptornis* M. E. et *Halcyornis* Ow. se rencontrent respectivement dans le gypse parisien et l'argile de Londres.

13e Ordre. Pics. — *Picus* L. est connu dans le Miocène de l'Allier. Nombreux genres actuels dans le Quaternaire du Brésil.

14e Ordre. Coccygomorphes. — *Necrornis* M. E. Miocène de Sansan. Genres actuels dans le Quaternaire du Brésil.

15e Ordre. Psittacomorphes. — *Psittacus* Swains. dans le Miocène de l'Allier. Plusieurs genres se sont éteints à l'époque actuelle aux îles Maurice. Seychelles, Comores.

§ 2. — Répartition et phylogénie des Oiseaux (1).

L'origine reptilienne des Oiseaux n'est guère discutable. La Paléontologie permet de combler jusqu'à un certain point la lacune qui existe entre des Oiseaux et des Reptiles qui vivent actuellement. Nous avons vu en effet que les Ptérosauriens se rapprochaient des Oiseaux par la conformation du crâne et la structure pneumatique des os, tandis que les Dinosauriens ont, en ce qui concerne le bassin et le membre postérieur, des caractères intermédiaires entre les Reptiles et les Oiseaux.

Trias. — Des empreintes tridactyles ont été trouvées dans le Trias du New-Jersey (Amérique du Nord). On les a longtemps rapportées à des Oiseaux; mais il est à peu près établi maintenant qu'elles ont du être produites par des Dinosauriens.

Jurassique. — Le plus ancien Oiseau aujourd'hui connu est *Archæopteryx* du Ptérocérien de Solenhofen.

Nous avons montré que ce curieux fossile avait des caractères nettement reptiliens, qui se retrouvaient en partie dans les embryons des Oiseaux ordinaires. Un autre Oiseau, *Laopteryx priscus* Marsh, a été trouvé dans les couches correspondantes du Wyoming, mais il est encore incomplètement connu.

Crétacé. — Les deux Oiseaux les mieux connus de la période

(1) H. Filhol. Cours professé à la Sorbonne, 1892.

crétacée sont *Hesperornis* et *Ichthyornis*, des couches à *Pteranodon* du Kansas. Nous avons vu que ces types appartenaient respectivement aux *Ratitæ* et aux *Carinatæ*. D'autres formes ont été trouvées dans les mêmes gisements; on en connaît aussi dans le Crétacé de l'Europe, par exemple *Enaliornis* des sables verts de Cambridge, qui a été rapproché d'*Hesperornis*. Mais ces fossiles sont beaucoup trop incomplets pour qu'on puisse décider de leur position systématique.

Éocène. — La faune ornithologique de l'Éocène inférieur est trop mal connue pour qu'il soit possible de s'en servir pour des déductions phylogénétiques. Elle a fourni seulement des formes curieuses, complètement éteintes, les *Gastornithidés* de Cernay et *Odontopteryx* de l'Yprésien, dont la position systématique n'est pas certaine.

On ne connaît pas d'Oiseaux dans l'*Éocène moyen*. Au contraire, l'*Éocène supérieur* en a fourni un grand nombre, provenant surtout du Gypse parisien et des phosphorites du Quercy. A cette époque, les divers ordres d'Oiseaux étaient constitués avec leurs caractères différentiels, et sont représentés par des genres identiques ou apparentés à ceux qui vivent actuellement ; c'est ainsi que l'on connaît des Oiseaux voisins des Courlis, des Grues, des Pélicans, des Râles qui sont particulièrement nombreux, des Gallinacés, des Colombins, des Aigles, des Buzards, des Hiboux (dans les phosphorites), des Flamands, des Martinets, des Calaos, des Coucous et des Mésanges.

Si cette faune Éocène ne nous apprend rien au sujet de la phylogénie des divers groupes, elle est néanmoins très intéressante par les conclusions auxquelles elle donne lieu au sujet de la répartition géographique : elle se compose en effet de formes très voisines de celles qui sont actuellement limitées aux régions chaudes de l'Afrique, de l'Amérique du Sud, de l'Inde et de la Malaisie. Ces résultats sont identiques à ceux auxquels conduit l'étude des Reptiles, des Mammifères et de la flore.

La période *Oligocène* est jusqu'ici moins riche en Oiseaux que celles qui précèdent et qui suivent. Les principaux gisements sont ceux de Ronzon près le Puy, d'Armissan (Aude), de Florissant (Colorado).

Miocène. — C'est le *Miocène* qui a fourni les récoltes d'Oiseaux les plus abondantes. A l'époque du Langhien existait dans la Limagne de l'Allier et du Puy-de-Dôme un ou plusieurs grands lacs, et les Oiseaux étaient innombrables sur les rivages et dans les îles. M. Milne-Edwards y a décrit environ 35 genres, dont la moitié vivent encore actuellement, les autres sont peu éloignés des for-

mes actuelles. Cette faune diffère de celle de l'Éocène et de l'Oligocène par la disparition des formes qui vivent actuellement en Amérique. De plus, à côté des types des régions chaudes de l'Océanie, de la Chine, de l'Inde, de l'Afrique, on voit apparaître des genres qui vivent actuellement, seulement dans les régions tempérées, comme *Loxia*, *Anas*, *Puffinus*, etc.

La faune du Miocène moyen (Sansan, Orléanais) montre des espèces différentes des précédentes, mais indique encore un climat chaud; on y trouve cependant des formes de régions tempérées comme *Graculus*, *Anser*, *Phasianus*.

Le Miocène supérieur a fourni beaucoup moins d'Oiseaux. Signalons seulement l'apparition des Coqs et la présence à Pikermi d'une Grue de grande taille (*Grus Pentelici* Gaudry).

Pliocène. — Dans le Pliocène, les faunes se circonscrivent davantage, cependant il y a encore des formes tropicales dans le Roussillon. Un fait intéressant est l'apparition des *Ratitæ*. Les Autruches et les Casoars se rencontrent dans l'Inde, tandis que les Nandous font leur apparition dans l'Amérique du Sud.

Quaternaire. — La période quaternaire présente un intérêt particulier. Elle montre d'abord la spécialisation complète des faunes qui sont réparties comme à l'époque actuelle, et ensuite l'apparition de formes nouvelles de *Ratitæ*, absolument indépendantes des Struthioniformes datant du Pliocène : ce sont les *Dinornithidés* de la Nouvelle-Zélande, avec les *Apteryx* qui sont probablement leurs descendants très réduits, et d'autre part les *Æpyornithidés* de Madagascar, proches parents des précédents. Ces formes régressives se seraient, d'après Fürbringer, détachées de la souche commune (hypothétique) des Oiseaux bons voiliers, un peu plus haut que les Struthioniformes.

Les débris d'Oiseaux fossiles, très abondants à l'époque quaternaire, se rencontrent surtout dans les cavernes à ossements en Europe, dans l'Inde et au Brésil.

Époque actuelle. — Le début de l'époque actuelle a vu disparaître un nombre relativement grand de formes datant du Quaternaire, en particulier, les *Dinornithidés*, les *Æpyornithidés*. Enfin plus récemment, dans les derniers siècles, un certain nombre d'Oiseaux sans défense ont été exterminés (*Didus*, *Pezophas*, etc.) Il est probable que d'ici peu d'années les derniers descendants des *Ratitæ* ne tarderont pas à avoir le même sort, s'ils ne sont pas conservés par la domestication.

Embranchement IX VERTÉBRÉS	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. IV OISEAUX																
S.-Cl. I. SAURURÆ																
S.-Cl. II. RATITÆ																
O. I. ODONTOLCÆ																
O. II. APTÉRYGIENS																
O. III. STRUTHIONIENS																
S.-Cl. III. CARINATÆ																
O. I. ODONTOTORMÆ																
O. II. IMPENNÉS																
O. III. ANSÉRIFORMES																
O. IV. STÉGANOPODES																
O. V. LONGIPENNES																
O. VI. ÉCHASSIERS																
A) **Ciconiiformes**																
B) **Gruiformes**																
O. VII. COLOMBINS																
O. VIII. GALLINACÉS																
O. IX. RAPACES																
A) **Aëtomorphes**																
B) **Strigomorphes**																
O. X. PASSEREAUX																
O. XI. CYPSELOMORPHES																
O. XII. SYNDACTYLES																
O. XIII. PICS																
O. XIV. COCCYGOMORPHES																
O. XV. PSITTACOMORPHES																

5e Classe. — MAMMIFÈRES (1).

Vertébrés à température constante, vivipares (sauf les Monotrèmes), couverts de poils (sauf les Cétacés). Tête osseuse pourvue

(1) Bibliographie générale. — Ameghino, *Contribucion ad conocimento de los Mamiferos de la Republica Argentina*. Buenos-Aires, 1889. — Cope, Nombreux mémoires dans *Amer. Natur.* — *Proceedings Philadelphia Acad. of nat. hist.* — *U. S. Geol. Survey*, 1877, 1884. — Cuvier, *Ossements fossiles*, 4e édition, 1834-36. — Depéret, *Arch. Mus. Lyon*, 1886. — Filhol, Recherches sur les Mammifères fossiles du Lot, Tarn, Tarn-et-Garonne ; du Quercy, de Saint-Gérand-le-Puy, de Ronzon, de Sansan, *Ann. des sc. géolog.*, 1872-1891. Nombreuses communications dans *Bull. Soc. Philomatique*. — Flower and Lydekker, *Introduction to the study of Mammals living and extinct*, London, 1891. — Gaudry, *Animaux fossiles et Géologie de l'Attique*, 1862-67 ; *Animaux fossiles du mont Léberon*, 1873 ; *Enchaînements du monde animal, Mammifères tertiaires*, 1878 ; *Les ancêtres de nos animaux dans les temps géologiques*, 1888. — Gervais, *Géologie et Paléontologie françaises*, 2e édit., 1859. — Lemoine, Ossements fossiles des terrains tertiaires inf. des environs de Reims, *Assoc. franç. pour l'av. des sciences*, 1879-1890. — Étude d'ensemble sur les dents des Mammifères fossiles des environs de Reims. *Bull. Soc. Géol. fr.*, 1891, 3e, t. XIX. — Lydekker, *Catal. Foss. Mamm. British Museum*, 1885-87. — Marsh, Nombreux mémoires dans *Americ. Journ. Sc.*,

d'une seule arcade temporale et de deux condyles occipitaux. Mâchoire inférieure adaptée au crâne directement sans l'intermédiaire d'un os carré. Dents divisées (sauf chez les Cétacés, les Siréniens et les Édentés) en incisives, canines et molaires, ces dernières pourvues de deux ou trois racines.

§ 1. — Considérations générales.

Historique. — Les Mammifères sont peut-être la classe du Règne animal pour laquelle l'influence de l'École paléontologique française s'est manifestée avec le plus d'évidence. Dès le début du siècle, les longues et patientes recherches de Cuvier sur les Mammifères vivants et fossiles permirent à cet illustre savant, d'une part, de fonder les bases de l'Anatomie comparée, et de l'autre, de démontrer l'existence aux périodes géologiques antérieures, d'êtres très différents de ceux qui existent de nos jours (1834-1836).

Plus tard parurent les ouvrages de de Blainville et de Gervais (1859), restés des modèles de descriptions anatomiques. A mesure que les nouvelles découvertes mirent au jour des restes nouveaux, la Paléontologie des Mammifères se répandit à l'étranger (Bronn, Falconer et Cautley, Kaup, Owen, Pictet, etc.). Mais c'est encore de France que partit le signal d'une nouvelle révolution dans la manière d'envisager les rapports des Mammifères éteints. Vers 1860, à une époque où la doctrine de Darwin, à peine énoncée, soulevait partout des critiques passionnées, M. Gaudry retira de ses études sur les Mammifères qu'il avait découverts à Pikermi, la conviction que ces êtres étaient les ancêtres de ceux que nous connaissons actuellement, et qu'on pouvait tenter de dresser les arbres généalogiques de leurs successeurs. Il insista sur les caractères des formes transitionnelles et mit en évidence les enchaînements des formes en s'appuyant sur leur ordre d'apparition. Cette tentative parut extrêmement hardie à cette époque pourtant peu éloignée, et attira l'attention de Darwin, qui vit dans les enchaînements proposés par M. Gaudry une preuve éclatante du transformisme. Cet exemple a été suivi depuis dans tous les pays et les études phylogénétiques sont con-

1874-1893, et *U. S. Geol. Survey*. — Schlosser, Ueber die Beziehungen d. ausgest. Säugethierfaunen und ihre Verh. 2. Säugethierstammen, *Biol. Centralbl.*, t. IX, 1890. — Scott and Osborn, Preliminary account of the foss. Mammals from the White River Formation, *Bull. Mus. Comp. zool. Cambridge*, t. VIII, 1887; Preliminary Report on the vertebrate foss. of the Uinta Formation, *Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia*, 1887; The Mammalia of the Uinta Formation, *Trans. Amer. Philos. Soc.*, t. XVI, 1889.

duites avec une précision relative qui n'est réalisée dans aucun autre groupe. Presque en même temps parurent les remarquables travaux de Rütimeyer sur la faune des cités lacustres (1867) et sur la généalogie des Chevaux fossiles (1863), qui fournirent aussi de forts arguments en faveur du transformisme. Les travaux sur les Mammifères se sont multipliés depuis cette époque. Citons parmi les savants auxquels nous sommes redevables des plus grands progrès, les noms de Gaudry, Filhol, Lemoine pour la faune de France; W. Kowalewsky, Schlosser, Fraas, pour celle d'Allemagne; Leidy, Cope, Marsh, Scott et Osborn pour l'Amérique du Nord; Burmeister, Ameghino pour l'Amérique du Sud, etc.

Homogénéité du type Mammifère. Ses variations. — La classe des Mammifères est nettement délimitée par tout un ensemble de caractères, et il n'existe pas de type ambigu exactement intermédiaire entre elle et les autres classes de Vertébrés. Parmi les Reptiles, les Théromorphes élevés présentent, il est vrai, quelques particularités annonçant les Mammifères, et sur lesquelles nous allons insister; mais néanmoins ils restent nettement des Reptiles. Parmi les Mammifères, les Monotrèmes s'écartent du reste des Mammifères et présentent quelques caractères d'infériorité qui rappellent ceux des Reptiles; mais ceux-là même sont nettement des Mammifères, et, quant à tous les autres, ils présentent, malgré leur diversité apparente, une remarquable homogénéité. La considération des Mammifères fossiles, loin de détruire l'homogénéité qu'on observe dans l'ensemble des formes vivantes, ne fait que l'accentuer, en établissant des passages entre les ordres isolés les uns les autres dans la nature actuelle L'opposition est donc complète avec la classe des Reptiles, si polymorphe, présentant des degrés si variés dans l'élévation organique.

La comparaison avec la classe des Oiseaux nous offre aussi un contraste frappant, mais caractérisé en sens inverse. On a vu, en effet, combien peu varié était le résultat des diverses adaptations chez les Oiseaux, et combien cette similitude rend difficile la classification de ces Vertébrés : les auteurs diffèrent du tout au tout dans la systématique, à cause de l'indépendance complète et de l'absence de corrélation dans les variations des organes. Il n'en est pas de même chez les Mammifères, où l'homogénéité du plan fondamental n'exclut pas des variations adaptatives très prononcées.

Ces variations portent : 1° sur le régime alimentaire; 2° sur l'habitat et le mode de locomotion. On distingue, d'une part, des Mammifères Omnivores, Carnivores, Insectivores, Herbivores,

Rongeurs ; d'autre part, ces animaux sont adaptés à la marche simple, à la course rapide, à la station bipède, au vol, à la natation. L'action du milieu, sans altérer en rien le plan général de l'organisme, lui a fait subir des modifications bien plus marquées que celles du même genre qu'on observe chez les Oiseaux, et qui souvent sont corrélatives les unes des autres. Comme conséquence, les caractères sur lesquels sont fondées les divisions en Ordres sont d'une netteté qu'on rencontre rarement et la classification naturelle est beaucoup facilitée. Les divergences inévitables qu'on constate entre les divers auteurs sont d'intérêt secondaire : elles portent surtout sur les dénominations et sur la valeur relative qu'il faut donner aux grandes coupures.

A un autre point de vue, la *phylogénie* des Mammifères est établie, surtout pour les Ongulés et les Carnivores, avec une rigueur dont nous n'avons guère jusqu'ici trouvé d'exemples. Cela tient d'abord à ce que leur évolution s'est accomplie en grande partie pendant la période tertiaire, où les formations d'eau douce ou d'estuaire sont plus communes qu'auparavant, ce qui a permis d'obtenir une grande quantité de matériaux bien conservés. Les Mammifères sont d'ailleurs bien plus communs dans ces couches que tous les autres Vertébrés, et peuvent même servir à leur détermination stratigraphique. De plus, l'évolution, dans beaucoup de cas, semble s'être faite d'une manière régulière et graduelle : les diverses adaptations sont encore peu marquées dans les formes du Tertiaire inférieur, et les grandes coupures sont bien moins marquées que de nos jours, de telle sorte que les formes ancestrales communes à divers groupes ont souvent pu être retrouvées. On a pu suivre aussi, à mesure que les divergences s'accentuaient, l'évolution des formes qui aboutissent aux espèces vivant actuellement, ou à celles qui ont disparu sans laisser de descendants.

Origine reptilienne des Mammifères. — L'origine de la classe des Mammifères est, comme cela arrive pour presque tous les grands groupes, enveloppée de quelque obscurité. Elle a été cherchée, soit dans la classe des Reptiles, soit dans celle des Batraciens. Tant qu'on a dû s'en tenir à l'examen des formes vivantes, la parenté avec les Reptiles n'a guère pu être mise en évidence ; mais la découverte par Owen des Reptiles si curieux et si anciens qui constituent actuellement l'ordre des Théromorphes, a permis des rapprochements plus étroits, que les découvertes récentes, surtout celles de Cope et de Seeley, ont permis de resserrer encore. Nous étudierons avec détail ces rapports dans le paragraphe suivant, et nous montrerons par quels pro-

cessus les diverses parties du squelette des Mammifères ont pu dériver des parties homologues des Reptiles primitifs. Mais nous pouvons faire dès maintenant une remarque d'un certain intérêt, qui confirme une règle d'une application assez générale, formulée dans la première partie de cet ouvrage. Nous avons indiqué que fréquemment les transitions entre les grands groupes se faisaient par des types non exactement intermédiaires, mais fortement aberrants en quelques points par rapport à l'ensemble du groupe dont ils font partie : c'est nettement le cas pour les Reptiles Thériodontes et Dicynodontes d'une part, et pour les Monotrèmes de l'autre. Ces derniers, en effet, très inférieurs par beaucoup de points de leur organisation, sont tout à fait spéciaux par d'autres, et ne paraissent pas devoir être considérés comme les formes primitives réelles de la classe des Mammifères, mais comme des descendants très modifiés de celle-ci.

Séries principales. — Les *Mammifères mésozoïques* ne nous apprennent jusqu'ici pas grand'chose sur l'origine des Mammifères ; leurs débris sont trop incomplets pour donner un aperçu de leur organisation, ils ne nous donnent de renseignements que sur l'évolution des dents, qui sera indiquée plus loin. Ils constituent d'ailleurs un type indépendant, dont les Monotrèmes sont peut-être les derniers représentants, bien qu'ils ne soient reliés actuellement par aucune donnée paléontologique.

Les *Marsupiaux* constituent également une branche à part, déjà distincte à l'époque Éocène, où ils sont représentés par les Didelphyidés ; mais ils ne prennent leur vrai développement que dans les couches quaternaires de l'Australie, et rien ne montre leur relation avec les Placentaires.

C'est en réalité à partir du commencement de l'Éocène que nous avons des renseignements précis sur les Mammifères ordinaires, les *Euthériens* ou Placentaires. Dès cette époque, cinq types apparaissent : les *Créodontes*, les *Condylarthres*, les *Amblypodes*, les *Tillodontes*, et des formes très voisines des Lémuriens actuels, mais présentant des caractères communs avec les Condylarthres, ancêtres des *Ongulés ;* on les désigne pour cette raison sous le nom de *Pachylémuriens*.

A cette période reculée, ces diverses formes sont encore très rapprochées, au point qu'il est difficile d'en faire la séparation bien nette. Si l'évolution s'était arrêtée là, on n'hésiterait pas à faire de toutes ces formes un ordre unique. Mais un peu plus tard, des divergences se produisent qui séparent complètement ces cinq types, et ont permis d'en faire des ordres distincts.

1° Les *Créodontes* présentent déjà un commencement de spé-

cialisation dans le sens carnivore et avoisinent de très près les *Insectivores*, apparus de très bonne heure, et dont des représentants se rencontrent même dans les couches les plus basses de l'Éocène.

En second lieu, ils donnent naissance aux *Carnivores vrais*, qui les remplacent entièrement dès le Miocène inférieur. De ces derniers, par adaptation au régime aquatique dérivent directement les *Pinnipèdes*, dont certains auteurs ne font même qu'un sous-ordre de Carnivores.

De la même manière les *Chéiroptères* dérivent sans doute des Insectivores par adaptation au vol, bien que les fossiles ne nous aient donné aucun type intermédiaire.

2° Les *Tillodontes* disparaissent très rapidement, c'est à peine s'ils dépassent l'Éocène inférieur. Leur dentition n'est pas sans analogie avec celle des *Rongeurs;* ils possèdent, en effet, de grandes incisives scalpriformes; aussi Cope les a-t-il considérés comme les ancêtres des Rongeurs. Toutefois des différences considérables entre les deux groupes rendent cette parenté très problématique. Les Rongeurs apparaissent d'ailleurs dès l'Éocène inférieur avec des caractères presque aussi spécialisés que les genres actuels.

3° Les *Pachylémuriens* ont donné, sans aucun doute, la souche commune des *Lémuriens* et des *Primates*, qui se sont perpétués jusqu'à l'époque actuelle.

4° Enfin les *Condylarthres* et les *Amblypodes* doivent être considérés comme renfermant les formes les moins différenciées de tout le groupe des Ongulés.

Les Condylarthres étaient des formes pentadactyles, à molaires tuberculeuses, et où les os du carpe et du tarse présentaient la disposition sériée, que l'on considère à bon droit comme primitive. Ces Condylarthres étaient si voisins des Pachylémuriens que Cope les réunissait en un seul groupe. La disposition sérielle n'est plus représentée aujourd'hui que chez les *Hyracoïdes*. L'*Hyrax* peut donc être considéré comme la forme la plus voisine de la souche initiale.

Les Condylarthres donnent naissance aux *Diplarthres*, où les os du carpe alternent d'une rangée à l'autre; ceux-ci se divisent en outre en *Artiodactyles* et *Périssodactyles*, qui renferment à l'époque actuelle l'immense majorité des Ongulés.

Les *Amblypodes*, moins primitifs que les Condylarthres, ont en effet la disposition sérielle du carpe déjà modifiée; ils s'éteignent rapidement et ne dépassent pas l'Éocène.

A ce même groupe des Ongulés se rattachent les *Proboscidiens*

à carpe et tarse sériés. Leur taille gigantesque les fait comparer aux Amblypodes, mais leur organisation est si différente, qu'une filiation directe est impossible ; tout au plus peut-on admettre qu'ils dérivent les uns et les autres d'ancêtres communs, à cinq doigts et à carpe sérié, encore inconnus.

5° A cet ensemble viennent s'ajouter trois derniers ordres aberrants, dont la filiation nous est complètement inconnue. C'est d'abord celui des *Édentés*, que certains auteurs considèrent comme un type primitif, mais qui semble bien plutôt le produit d'une dégénérescence. On a voulu le rattacher aux Tillodontes et aux Rongeurs, à cause de leurs dents sans émail. Mais c'est là un caractère beaucoup trop artificiel pour y attacher quelque importance.

Les deux autres ordres comprennent des animaux adaptés à la vie pélagique, et peuvent être réunis en un groupe commun, les *Thalassothériens ;* ce sont les *Cétacés* et les *Sirénidés*. On a voulu autrefois les considérer comme descendant directement des Ichthyoptérygiens ; mais on a été induit en erreur par un simple phénomène de convergence. Ils descendent bien certainement de Mammifères terrestres ; car les formes les plus anciennes ont des caractères hérités de ceux-ci, et déficients dans les autres espèces plus récentes. Les deux ordres ne semblent d'ailleurs rattachés que par la forme extérieure. C'est encore un simple phénomène de convergence, et, bien que la Paléontologie ne donne aucune forme de passage, les Cétacés semblent se rattacher aux Carnivores, les Siréniens aux Ongulés.

§ 2. — Morphologie du Squelette.

Crâne (1). — Les particularités du crâne des Mammifères comparé à celui des Reptiles portent principalement sur trois points :

1° Il y a deux condyles occipitaux;

2° Il y a une seule arcade temporale (*arcade zygomatique*). Ce fait est, comme nous allons le discuter, réalisé chez divers Reptiles primitifs ;

3° La mâchoire inférieure s'articule avec le crâne sans l'intermédiaire d'un os carré.

1° *Condyles occipitaux.* — On sait que chez les Reptiles l'articulation du crâne avec l'atlas se fait par le moyen d'un condyle unique, qui est une

(1) Cope, The origin of the Mammals, *Proc. Amer. Assoc.*, 1885. — Baur, On the phylogenetic arrangement of the Sauropsida, *Journ. of Morphol.*, 1887. — Seeley, *Phil. Trans. R. Soc.*, 1890, etc.

saillie médiane du basi-occipital. Chez les Mammifères, au contraire, l'articulation se fait par deux condyles portés par les exoccipitaux : les Mammifères à cet égard se comportent comme les Batraciens. Il n'est pas indispensable cependant de remonter jusqu'à ces derniers pour trouver l'origine de la disposition réalisée chez les Mammifères, car des cas de transition intéressants ont été mis en évidence par Seeley chez les Reptiles Théromorphes.

Chez *Empedias*, type de la famille des Diadectidés, le condyle médian est bordé de chaque côté par une surface articulaire creuse, occupant exactement la place des condyles des Mammifères ; un Dicynodonte inderminé du Trias du Cap présente à la même place des surfaces articulaires saillantes, dépendant des exoccipitaux : le condyle est ainsi trilobé.

Enfin *Placodus*, suivant Seeley, n'a plus de condyle médian, et les surfaces articulaires sont disposées comme chez les Mammifères. Il est donc possible d'admettre que les ancêtres des Mammifères ont pu être des Reptiles à condyle trilobé, dont la portion médiane, basi-occipitale, a cessé de prendre part à l'articulation. Cette hypothèse est d'ailleurs loin d'être démontrée, et l'on pourrait aussi penser, avec Huxley, que les Mammifères descendent *directement* de formes à deux condyles (Batraciens Stégocéphales), si d'autres caractères que nous allons indiquer n'accentuaient davantage les rapports entre les Théromorphes et les Mammifères.

II° *Arcade temporale.* — La question de l'homologie de l'arcade temporale des Mammifères avec celle des Reptiles a soulevé de vives discussions qui ne sont pas encore terminées : elle est liée, en effet, à d'autres problèmes difficiles à résoudre, en particulier aux homologies de l'os carré et de l'articulation de la mandibule. Les auteurs se partagent en général entre deux opinions. L'arcade zygomatique des Mammifères est-elle homologue de l'arc temporal supérieur (squamoso-postorbitaire), ou bien de l'arc inférieur (quadrato-jugal) des Reptiles, et en particulier des Rhynchocéphales ?

En ces termes, la question ne nous paraît pas susceptible de solution, car les Mammifères ne dérivent pas des Rhynchocéphales, et s'ils ont une origine reptilienne, leurs ancêtres doivent être cherchés dans les types où les deux arcades temporales n'existaient pas encore. Comme l'a soutenu Baur, la couverture osseuse du crâne, continue chez les Stégocéphales, s'interrompt chez les Ichthyosaures et chez les *Aëtosaurus*, par une fosse temporale, bordée par une large arcade osseuse. Cette arcade complexe reste simple et se rétrécit chez un certain nombre de Reptiles, en particulier chez les Théromorphes (1) et chez les Mammifères.

Le squelette céphalique des Dicynodontes, tel qu'il est décrit par Seeley (1890), comparé à celui d'un Mammifère embryonnaire, comme l'a figuré Parker, montre d'une manière frappante comment a pu se faire le processus de l'évolution réalisée chez les Mammifères (fig. 475). Chez *Dicynodon*, le *squamosal* est un os considérable, comprenant d'une part une portion très mince, formant la portion écailleuse de la voûte, et d'autre part un processus zygomatique dirigé en avant, formant la portion postérieure de l'arcade. Le quadrato-jugal n'est plus visible. L'arcade se continue d'une part en haut par le malaire ou *jugal*, qui borde inférieurement l'orbite et est en connexion avec le postfrontal qui en forme le bord postérieur, et d'autre part en bas, par un long processus du maxillaire, dirigé en arrière, qui vient jusqu'au contact du squamosal. Quant à l'os carré, il existe encore, mais dans quelques types, et en particulier *Galesaurus*, il est fort petit, et, fait important, il est logé derrière la portion inférieure du squamosal qui le recouvre d'une voûte s'étendant en arrière et sur les côtés. Le squamosal a donc une tendance manifeste à descendre comme un rideau devant la capsule otique et

(1) Cope a admis récemment (1892) qu'il y avait une différence profonde à cet égard entre les Dicynodontes et les Thériodontes ; mais malgré la grande autorité du savant américain, ses assertions ne nous paraissent pas suffisamment fondées pour que nous ayons cru devoir suivre ici son opinion.

l'os carré, *si bien qu'il arrive même à concourir avec ce dernier à l'articulation de la mâchoire inférieure*. La cavité qui reste entre le squamosal et la capsule otique n'est autre chose que l'*oreille moyenne* ou caisse du tympan, qui existe chez tous les Reptiles, sauf *Hatteria*. Cependant chez *Dicynodon*,

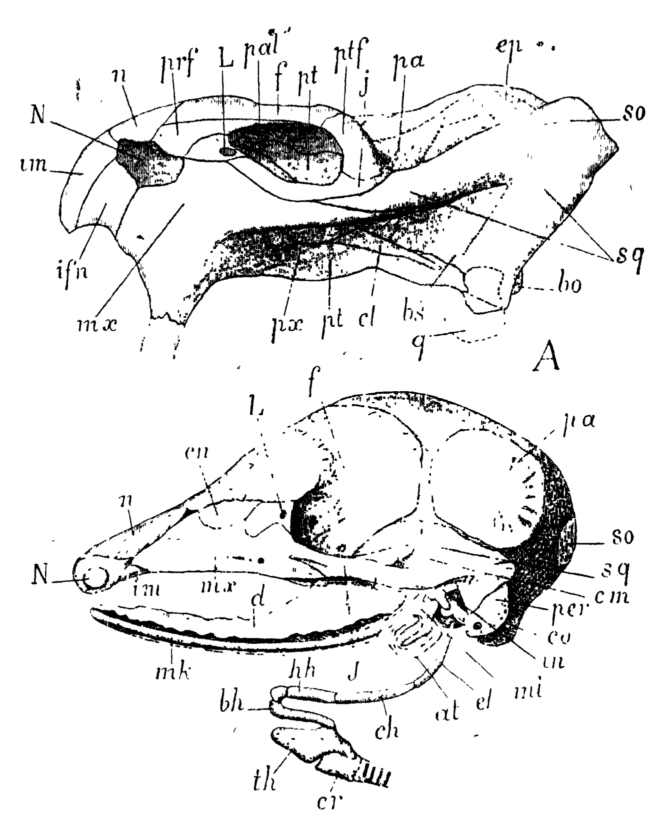


Fig. 475. — Comparaison du crâne des Dicynodontes et de celui des Mammifères. — A, crâne de Dicynodonte, vu de profil, d'après SEELEY. — B, crâne d'embryon de *Dasypus*, d'après PARKER ; les parties ponctuées représentent les cartilages. — N, narine ; L, fosse lacrymale. — *im*, intermaxillaire ; *n*, nasal ; *cn*, cartilage nasal ; *prf*, préfrontal ; *f*, frontal ; *ptf*, postfrontal ; *pa*, pariétal ; *ep*, épioccipital ; *so*, supra-occipital ; *sq*, squamosal ; *j*, jugal ; *mx*, maxillaire ; *in*, infranasal ; *pal*, palatin ; *pt*, ptérygoïde ; *px*, ptérygoïde (?) ; *cl*, columelle ; *bs*, basi-occipital ; *q*, carré ; *cm*, condyle de la mâchoire ; *per*, périotique ; *co*, condyle occipital ; *in*, enclume ; *ml*, marteau ; *d*, dental ; *mk*, cartilage de Meckel ; *at*, anneau tympanique ; *eh*, épihyal ; *ch*, cératohyal ; *hh*, hypohyal ; *bh*, basihyal ; *th*, cartilage thyroïde ; *cl*, cartilage cricoïde.

le squamosal ne recouvre pas complètement le conduit auditif externe, qui est large et s'ouvre entre lui et l'exoccipital. Mais le caractère spécial des Dicynodontes est le recouvrement du carré par le squamosal.

L'arcade zygomatique des Mammifères est peu différente du type que nous venons de décrire, seulement le maxillaire ne s'étend pas jusqu'au squamo-

sal, ce qui est du reste le cas ordinaire. Deux cas peuvent se présenter : ou bien le malaire (jugal) envoie vers le haut une apophyse qui vient rejoindre le frontal, ou plus exactement le postfrontal soudé au frontal, et alors l'orbite est close en arrière et séparée de la fosse temporale, au moins à la surface ; c'est ce qui a lieu chez les Primates et beaucoup d'Ongulés ; ou bien cette apophyse n'existe pas, et l'on peut admettre que le postfrontal avorte ; c'est le cas des Édentés. Cette réduction rappelle d'une manière frappante celle qui est réalisée chez les Lacertiliens, les Ptérosauriens et les Oiseaux.

Le quadrato-jugal ne se retrouve pas chez les Mammifères, de même que chez les Dicynodontes. Il est naturel d'admettre qu'il est soudé au squamosal dans l'apophyse zygomatique (Baur), à moins d'admettre qu'il avorte complètement, ce qui est possible, étant donné que c'est un os de membrane.

Examinons maintenant ce qui se passe en arrière dans la région otique. La capsule otique des Reptiles est formée de trois os de cartilage, le prootique, l'épiotique et l'opisthotique. Ces trois os se soudent chez les Mammifères en un os unique appelé *os périotique*. Cet os se divise en deux régions : en avant, le *pétrosal*, creusé d'une cavité compliquée, le labyrinthe osseux, qui loge l'oreille interne ; en arrière, la *région mastoïde*, qui parfois envoie vers le bas une forte apophyse. Le labyrinthe s'ouvre en avant par deux ori-

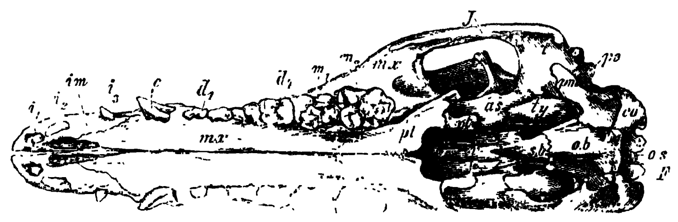


Fig. 476. — Crâne de *Sus scrofa* L. (actuel) vu par la face inférieure. — *co*, condyles occipitaux ; *im*, intermaxillaire ; *j*, jugal ; *mx*, maxillaire ; *vb*, basi-occipital ; *os*, supra-occipital ; *pe*, pétreux : *pl*, palatin ; *pm*, apophyse mastoïde ; *pt*, ptérygoïde ; *sb*, basisphénoïde ; *t*, temporal ; *ty*, tympanique ; *v*, vomer ; E, ouverture interne des fosses nasales (choanes) ; F, trou occipital. — Dents de lait : *dc*, canine ; di_{1-3}, incisives ; d_{1-4}, prémolaires ; m_{1-2}, molaires. (Emprunté à DÖDERLEIN.)

fices, la fenêtre ovale et la fenêtre ronde, dans l'oreille moyenne. Celle-ci se rétrécit beaucoup vers le bas par le rapprochement du squamosal avec le périotique ; la fente qui subsiste est la *scissure de Glaser*, dont l'importance est considérable. Mais, pour l'audition, la communication de l'oreille moyenne avec l'extérieur se fait par le *conduit auditif externe*, qui est percé dans le squamosal. L'anneau ainsi produit s'isole du squamosal dans les Mammifères inférieurs, et prend le nom d'*os tympanique*. Primitivement, cet os n'est qu'un anneau mince (comme cela a lieu chez les Urodèles) : ce stade est conservé chez les Monotrèmes, mais en général ses bords s'allongent en un long tube, tandis que, vers son ouverture externe, il se gonfle énormément et forme un diverticule ballonné, creusé de cavités qui se mettent en communication avec l'oreille moyenne. Ce diverticule, parfois visible extérieurement sur la face inférieure du crâne, est la *bulle tympanique*.

En avant du conduit auditif externe le squamosal se creuse d'une *cavite glénoïde* où vient s'articuler le condyle de la mâchoire inférieure, à l'état adulte. Enfin, chez les Mammifères supérieurs, des soudures s'établissent entre ces os d'abord distincts, et il en résulte un os complexe, le *temporal*, qui comprend : 1° le *squamosal*, qui forme l'écaille du temporal et le tympanique ; 2° l'os *périotique*, qui forme le rocher (*pétrosal*) et la région *mastoïdienne ;* 3° l'extrémité supérieure du deuxième arc viscéral (hyoïdien), qui vient se souder au temporal sous le nom d'apophyse styloïde.

III° *Homologie de l'os carré.* — Qu'est devenu, dans cette évolution, l'os carré si constant chez les Reptiles, et si important puisqu'il sert chez eux à l'articulation de la mâchoire inférieure? C'est ici que le plus grand désaccord règne entre les auteurs. Nous ne trouvons, en effet, pas moins de quatre théories sur la question :

1° Peters, Albrecht, Dollo, Baur, etc., pensent que l'os carré est représenté par la portion zygomatique du squamosal. Cette opinion est fondée principalement sur le fait que, exceptionnellement, ce processus zygomatique est séparé du squamosal par une suture, chez les Mammifères (Albrecht); l'arcade zygomatique des Mammifères serait dès lors homologue de l'arcade inférieure (quadrato-jugale) des Reptiles, et l'arcade supérieure aurait avorté. Cope nous paraît s'être rallié récemment à cette théorie.

2° L'hypothèse la plus en honneur est celle qu'Huxley et Reichert ont émise en s'appuyant sur le développement. On sait que l'os carré des Reptiles n'est autre chose que la portion supérieure du premier arc viscéral, dont la partie inférieure (cartilage de Meckel) forme la partie essentielle, primordiale, de la mandibule, doublée ensuite par des os de membrane : or, en suivant le développement chez les Mammifères, on voit l'arc mandibulaire s'étendre jusqu'à la région otique, avant que le squamosal ne soit descendu par côté comme un rideau pour limiter en avant l'oreille moyenne ou caisse tympanique. Quand ce dernier processus est accompli, la portion supérieure du cartilage est emprisonnée dans l'oreille moyenne. Elle se partage alors en deux segments : le segment supérieur devient l'*enclume*, qui est dès lors homologue de l'os carré; le segment inférieur devient le *marteau*, qui correspond à l'articulation de la mandibule des Reptiles. L'articulation de la mandibule des Reptiles avec l'os carré a donc pour homologue l'articulation du marteau avec l'enclume. D'autres auteurs intervertissent les homologies, et enfin Kölliker admet que l'apophyse grêle du marteau a une origine indépendante : elle serait homologue de l'angulaire.

3° D'autres auteurs (Cuvier, Owen, Gaudry, Gadow, Seeley) cherchent l'homologue du carré dans l'anneau tympanique, et Seeley croit trouver l'homologue du marteau dans un os des Dicynodontes, s'étendant entre le carré et le basi-occipital : cet os se retrouverait chez les Ichthyosauriens et les Ptérosauriens liasiques, mais non chez les Reptiles vivants.

Nous ne pouvons discuter ici cette délicate question d'homologies, et il est assez difficile de décider entre la seconde théorie et la troisième. Il nous semble seulement que, si les observations récentes de Seeley sont exactes, ce qui peut être difficilement mis en doute, la première théorie, celle de Peters, doit être rejetée, et l'on ne peut admettre que l'os carré ait passé dans l'arcade zygomatique : les figures de *Dicynodon* ne laissent aucun doute à cet égard (fig. 436). La portion supérieure de la mâchoire primitive a par suite passé dans l'oreille moyenne chez les Mammifères. Devient-elle ensuite l'anneau tympanique ou l'un des osselets de l'oreille, c'est ce qu'il est difficile de décider actuellement. Néanmoins, toutes les probabilités nous semblent encore en faveur de l'opinion d'Huxley, qui regarde l'os carré comme homologue de l'enclume.

Mâchoire inférieure. — Les Mammifères sont les seuls Vertébrés où la mâchoire inférieure se compose de chaque côté d'un seul os. Cet os correspond à la fois au cartilage de Meckel (portion inférieure cartilagineuse de l'arc palato-carré) et au *dentaire*, l'un des os de membrane des Reptiles. L'élément cartilagineux est arrêté de bonne heure dans son développement et recouvert bientôt par la formation de membrane. La soudure est réalisée rapidement, et l'on ne connaît aucun Mammifère,

même mésozoïque, où la mâchoire inférieure soit visiblement formée de plus d'un seul os.

Au contraire, chez tous les Reptiles, même les Thériodontes et les Dicynodontes, la mâchoire est toujours formée de plusieurs éléments ; mais d'autre part, chez *Galesaurus* et quelques Lacertiliens, on constate un acheminement vers une disposition presque constante chez les Mammifères : un processus saillant se dirige vers le haut et correspond à l'*apophyse coronoïde*. Sous ce rapport, l'Échidné est en retard sur *Galesaurus*, car l'apophyse coronoïde est très peu marquée.

Colonne vertébrale. — La classe des Mammifères est la seule où les corps vertébraux ou *centra* ne s'articulent pas directement : ils sont plans, ou très faiblement excavés sur leurs deux faces. Il n'y a d'exception que pour les vertèbres cervicales de quelques Ongulés, qui sont opisthocœliques. Les corps sont séparés par des disques fibro-cartilagineux, et l'articulation se fait par des facettes situées à la base des arcs neuraux.

Les régions de la colonne vertébrale sont nettement distinctes : Il y a 7 vertèbres *cervicales* (6 à 9 chez quelques Siréniens et Édentés) : elles sont caractérisées en général par l'existence, de chaque côté du centre, d'un canal où passe l'artère vertébrale : l'*atlas* diffère de celui des Reptiles par la présence de *deux* facettes articulaires pour les condyles occipitaux.

L'allongement très grand que l'on constate dans le cou de certains Mammifères (Girafe, etc.) provient non pas de l'accroissement du nombre des vertèbres, comme cela a lieu en général chez les Reptiles, mais de l'étirement de chacune d'elles dans le sens longitudinal.

Les vertèbres *dorsales* sont en général au nombre de 13 (exceptionnellement 10 à 20). Elles ont de fortes apophyses épineuses droites, et portent les *côtes* articulées par deux têtes.

Les vertèbres *lombaires* ne portent pas de côtes; leurs apophyses épineuses sont inclinées vers la base. Leur nombre est en relation avec celui des vertèbres dorsales, de telle sorte que la somme des deux séries soit constante pour un groupe déterminé : 19 chez les Artiodactyles, 23 chez les Périssodactyles, 30 chez les Hyracoïdes.

Le *sacrum* se compose ordinairement de 3 ou 4 vertèbres soudés; parfois de 2, de 8 ou 9 (*Dasypus*). Les Cétacés et les Siréniens, où manque le membre postérieur, n'ont pas de sacrum différencié.

La région *caudale* est celle où le nombre des vertèbres présente les plus grandes variations. Ce nombre peut atteindre 46

(*Manis*) ou descendre à 3 (quelques Primates). Dans le cas où elles sont nombreuses, les premières d'entre elles présentent des arcs hémaux à la face ventrale.

Sternum et ceinture scapulaire. — Les Monotrèmes rappellent d'une manière frappante les Reptiles par la disposition de la ceinture scapulaire. Ils ont d'abord un épisternum en forme de T, comme les Batraciens et beaucoup de Reptiles. Sur cette pièce s'adapte de chaque côté la clavicule qui double le processus horizontal de l'épisternum. Il existe un *coracoïde* distinct, prenant part avec l'omoplate ou *scapulum* à la formation de la cavité glénoïde, et relié à l'épisternum par un *précoracoïde*. L'omoplate a une forme aplatie, avec une crête peu prononcée. Cette disposition est identique à celle que l'on retrouve chez les Théromorphes, qui ont aussi un précoracoïde distinct sauf *Prolocophon*.

De ce type reptilien très primitif dérivent tous les autres types réalisés chez les Mammifères, par des processus très simples :

1° La clavicule avorte chez les Mammifères où le membre antérieur ne sert qu'à la locomotion, et où le bras n'opère par conséquent pas de mouvements de latéralité. C'est le cas chez les Cétacés, les Siréniens, les Ongulés; elle est rudimentaire chez les Carnivores.

2° Le coracoïde et le précoracoïde sont constamment soudés avec l'omoplate, dont ils forment l'apophyse coracoïde.

3° La crête de l'omoplate devient très saillante chez les animaux où le membre antérieur sert à la préhension, à la vie arboricole ou au fouissage, et doit exécuter par suite des mouvements étendus de latéralité et supporte des efforts considérables (Primates, Insectivores, Édentés).

Ceinture pelvienne. — La disposition des éléments de la ceinture pelvienne des Mammifères est constante et ne diffère pas de celle qu'on rencontre déjà chez les Dicynodontes. Les 3 os de chaque côté concourent à la formation de la cavité cotyloïde ou *acetabulum;* de plus, un processus de l'ischion et un processus du pubis se rejoignent et délimitent ensemble un foramen *obturateur*, plus large que celui des Dicynodontes (qui peut parfois se fermer complètement). Les deux pubis sont reliés en avant par une symphyse cartilagineuse, qui ordinairement s'ossifie dans l'âge adulte. Il existe aussi parfois une symphyse des ischions très allongée chez quelques Ongulés.

Les 3 os ne restent distincts que chez les Monotrèmes. Dans les autres cas, ils se soudent dans l'âge adulte en un *os iliaque*, qui se soude lui-même avec son congénère par la symphyse

pubienne. Cette soudure se manifeste aussi ordinairement chez les Théromorphes.

Enfin, seuls parmi les Mammifères, les Monotrèmes et les Marsupiaux ont de chaque côté un os additionnel, dirigé verticalement au-dessus du pubis, l'*os marsupial*, improprement nommé, car il existe dans les deux sexes et n'a donc pas de relation avec l'existence de la poche marsupiale. Cet os marsupial ou *épipubis* n'est pas représenté chez les Dicynodontes.

Carpe. — Le type primitif du carpe chez les Reptiles, réalisé dans les formes inférieures du groupe, consiste, comme nous l'avons vu, dans un massif de 10 os : la 1re rangée comprend, de dedans en dehors, le radial, l'intermédiaire et l'ulnaire ; la seconde rangée comprend 5 os, les 5 *carpiens*, et entre les deux rangées se trouvent 2 centraux : c'est de ce type que dérive le carpe des Mammifères. Ce dernier est caractérisé par la soudure des carpiens 4 et 5 et la disparition de l'un des centraux, toujours soudé au 3e carpien. L'autre central se rencontre à l'état embryonnaire dans les formes pourvues de cinq doigts (Lémuriens) et même quelquefois chez l'Homme. Il persiste quelquefois à l'état adulte (*Dendrohyrax*, Lémuriens). Ordinairement à l'état adulte, il se soude au radial. Les os du carpe des Mammifères prennent des noms spéciaux que nous indiquons ici en suivant les homologies les plus fréquemment adoptées :

1re Rangée	Radial + central	=	*scaphoïde* ou *naviculaire*.
	Intermédiaire	=	*lunaire* ou *semi-lunaire*.
	Ulnaire	=	*cunéiforme* ou *pyramidal*.
2e Rangée.	1er carpien	=	*trapèze*.
	2e —	=	*trapézoïde*.
	3e —	=	*grand os* ou *magnum*.
	4e et 5e —	=	*unciforme* ou *os crochu*.

Aux os de la 1re rangée, s'ajoute constamment vers l'extérieur un petit os appelé *pisiforme*, qui n'est pas représenté chez les Reptiles, et que l'on considère soit comme un os sésamoïde, développé dans des tendons, soit comme le représentant d'un 6e doigt.

La disposition primitive des os du carpe est la *disposition sérielle*. Elle se trouve dans un assez grand nombre de formes fossiles très anciennes (Éocène inférieur) qui forment le groupe des *Condylarthres*, dont le descendant vivant le moins modifié est le genre *Hyrax*. Les Condylarthres, types très généralisés, peuvent être regardés comme les ancêtres communs des Ongulés. Chez eux, les os de la 2e rangée du carpe sont respectivement au-dessous de ceux de la 1re rangée, et ne s'articulent

qu'avec un de ceux-ci; le trapèze et le trapézoïde s'articulent avec le scaphoïde; le grand os avec le semi-lunaire; le pyramidal avec l'os crochu.

Quand on passe de ces types plantigrades primitifs à des types de plus en plus digitigrades, les choses se passent comme si une sorte de glissement s'était opéré pour les os de la 2e rangée, du côté interne ou du côté externe. Chez les Proboscidiens par exemple, le semi-lunaire déborde du côté interne et prend une facette d'articulation avec le trapézoïde. Nous suivrons peu à peu tous les degrés de ce processus chez les Carnivores, et

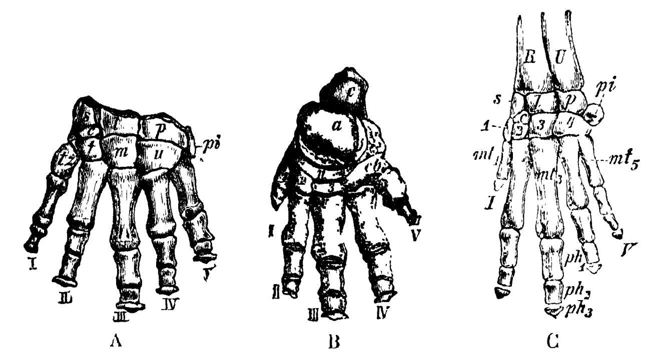


Fig. 477. — A, B, Extrémités des membres d'*Elephas indicus*. — A, membre antérieur; B, membre postérieur : *s*, scaphoïde, soudé au central *c*; *l*, semi-lunaire ; *p*, pyramidal ; *pi*, pisiforme ; *tz*, trapèze ; *t*, trapézoïde ; *m*, grand os ; *u*, os crochu (= unciforme). — *a*, astragale ; *c*, calcanéum ; *n*, scaphoïde (= naviculaire) ; *cb*, cuboïde ; 1-3, cunéiformes ; *I-V*, doigts. — C, extrémité du membre antérieur gauche d'*Hyrax capensis* : *R*, radius ; *U*, cubitus ; *s*, scaphoïde (= radial) ; *l*, semi-lunaire (= intermédiaire) ; *p*, pyramidal (= ulnaire) ; *pi*, pisiforme ; *c*, central ; 1-4, les 5 carpiens, dont les deux derniers sont soudés ; mt_{1-5}, métacarpiens ; ph_{1-3}, phalanges ; *I-V*, doigts. (Emprunté à Steinmann et Doderlein.)

surtout les Ongulés. Quand il est complètement achevé, les os de la 2e rangée *alternent* exactement avec ceux de la 1re : c'est la disposition caractéristique des *Diplarthra*.

Tarse. — L'évolution du tarse était déjà plus avancée chez les Reptiles élevés que celle du carpe. La 1re rangée ne se compose plus en effet que de deux os, l'astragale et le calcanéum. Cette disposition se retrouve naturellement chez les Mammifères. Le tarse de ces animaux se compose donc de l'astragale qui représente le tibial et l'intermédiaire (distincts cependant chez les Marsupiaux pentadactyles) et du calcanéum (fibulaire). Puis vient le naviculaire, qui comprend l'os central et le pisiforme (peut-être représentant d'un doigt rudimentaire, le *præhallux*,

situé avant le pouce). Les 5 os tarsiens sont représentés par les 3 cunéiformes et le cuboïde (IV et V soudés).

Modifications adaptatives des membres. — Ces modifications seront étudiées en détail à propos de chaque Ordre. Les types fossiles nous permettront dans beaucoup de cas de re-

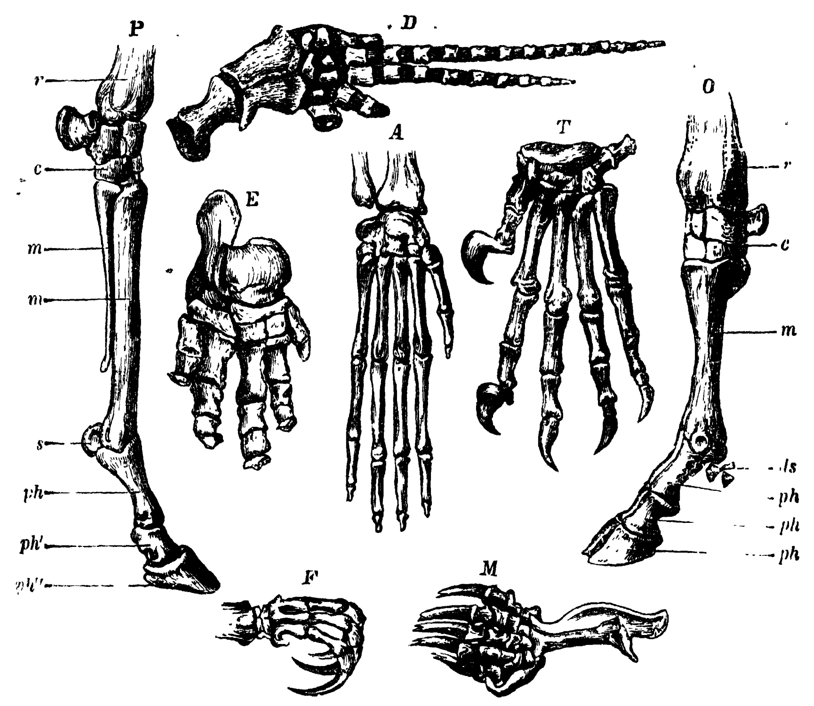


Fig. 478. — Pattes des Mammifères. — A, main de l'Orang-Outang ; D, nageoire de Dauphin ; E, extrémité postérieure de l'Éléphant ; F, extrémité antérieure de Paresseux (*Bradypus*) ; M, patte antérieure de Taupe ; O, patte antérieure de Bœuf ; P, patte antérieure de Cheval ; T, patte antérieure de Tigre. — *r*, radius ; *c*, carpe ; *m*, métacarpe ; *s*, os sésamoïdes ; *ph*, phalanges ; *ds*, doigts rudimentaires.

trouver tous les stades de l'évolution. D'une manière générale, on peut distinguer quatre modes principaux d'adaptation :

1° Le membre antérieur, apte à la locomotion, est de plus disposé de manière à servir plus ou moins facilement à la préhension. Le nombre des doigts est alors de 5 ou de 4, et ils sont pourvus d'ongles ou de griffes. C'est le cas le plus général (Marsupiaux, Édentés, Rongeurs, Insectivores, Carnivores, Primates).

2° Le membre antérieur est transformé en nageoire (Cétacés

et Siréniens). Les doigts sont alors très allongés, tandis que les os du bras et de l'avant-bras sont courts. La main est transformée en palette natatoire. Le membre postérieur avorte.

3° Chez les Cheiroptères, les 4 doigts postérieurs se développent beaucoup et sont unis par une membrane alaire servant au vol.

4° Les Ongulés ont les membres adaptés à la course. A cet effet, les membres devenus très allongés, tendent à devenir progressivement semi-plantigrades, digitigrades, et enfin onguligrades dans les types terminaux. Les doigts latéraux tendent à s'atrophier, si bien que chez les formes les plus récentes, il n'y a plus que 1 ou 2 doigts fonctionnels posant sur le sol.

§ 3. — Morphologie des dents.

Importance de l'étude des dents. — Les dents ont une importance exceptionnelle pour la Paléontologie en ce qui regarde les Mammifères. Ce sont d'abord les organes qui résistent le mieux à la destruction; aussi se rencontrent-ils plus fréquemment que les diverses pièces du squelette; un assez grand nombre de types, et en particulier, presque la totalité des Mammifères secondaires ne sont connus que par leurs dents isolées ou encore en place sur les maxillaires.

Les dents ont d'ailleurs chez les Mammifères une valeur systématique considérable, due à ce que la division des Ordres est basée principalement sur les variations du régime alimentaire, variations qui ont évidemment leurs contre-coups immédiats sur l'appareil masticateur. On a pu dire que Cuvier avait pu restaurer un animal entier à l'aide d'une simple dent. C'est là une exagération, car des dents de structure très analogues peuvent se retrouver dans des êtres très éloignés les uns des autres; mais il n'est pas moins vrai que l'examen de la dentition seule peut donner des renseignements très approchés sur la position systématique et les rapports naturels d'un type donné de Mammifères.

Localisation. — Les dents ne manquent chez les Mammifères que dans des types tout à fait exceptionnels. Leur absence est toujours le résultat d'une régression. Chez les Monotrèmes, elles existent dans le jeune, et sont plus tard recouvertes par une plaque cornée, et enfin résorbés. Chez certains Cétacés, elles restent cachées dans la gencive ; chez d'autres Cétacés et quelques Édentés, ils n'existent que dans l'embryon ; enfin dans d'autres représentants des mêmes groupes, elles ne sont indi-

quées que par la formation des germes dentaires dans les deux mâchoires, germes qui disparaissent sans former de dents.

Les dents sont toujours localisées sur les maxillaires et les prémaxillaires, à la mâchoire supérieure, sur la mandibule à la mâchoire inférieure.

Elles sont toujours implantées dans des *alvéoles*.

La racine peut être simple, mais peut aussi être bi-ou tri-furquée. Ce dernier caractère est propre aux Mammifères. En dehors de cette classe, il n'a été rencontré que chez *Triceratops* (v. p. 821).

Croissance de la dent. — Dans le jeune âge la pulpe de la dent est en communication avec les tissus sous-jacents, la cavité pulpaire étant largement ouverte à la base de la dent. Dans certains cas, cette large ouverture, persiste indéfiniment ; la dent s'accroît pendant toute la vie ; c'est une *dent à croissance continue ;* elle est caractérisée par sa forme prismatique, ayant à peu près la même section aux divers niveaux. Ces dents peuvent prendre ainsi une longueur démesurée et se spécialiser en armes terribles : ce sont alors des défenses (Proboscidiens, Suidés, Morses, quelques Ruminants sans cornes.) D'autres fois, pendant qu'elles s'accroissent constamment, elles s'usent d'une façon continue à leur partie distale, par le frottement contre les dents opposées; elles conservent alors toujours la même longueur (incisives des Rongeurs et de quelques autres types, molaires des Herbivores. Elles sont dites alors *hypselodontes* ou *prismatiques*).

Dans le plus grand nombre de cas, il se produit une constriction à la base de la dent, la pulpe ne communique plus avec l'extérieur que par un orifice situé à l'extrémité de la racine. La dent, dès ce moment, ne s'accroît plus, elle conserve indéfiniment sa forme ; c'est une dent *brachyodonte.*

Entre ces deux types de dents existent des intermédiaires ; la dent s'accroît d'abord pendant un temps plus ou moins long, d'une façon continue, puis se resserre brusquement par la formation d'une très courte racine, au-dessous de la région prismatique. C'est le cas des molaires du Cheval et de plusieurs Rongeurs. Les défenses des Morses et des Chevrotains sont aussi dans le même cas.

Différentes sortes de dents. — On peut imaginer que les ancêtres des Mammifères possédaient des dents toutes semblables, coniques, extrêmement simples, analogues aux dents préhensiles qui existent chez beaucoup de Reptiles. C'étaient des *Isodontes.* On ne connaît aucun type actuel ou fossile possédant une pareille dentition, qui soit véritablement primitif. Le *Droma-*

therium se rapproche d'un état analogue, mais la pointe principale est flanquée de petites pointes accessoires. A la vérité, quelques Édentés et quelques Cétacés ont des dents toutes semblables aussi simples ; mais nous verrons, en étudiant ces deux ordres, que c'est là le phénomème d'une régression ; ils ne sont donc que *secondairement isodontes*.

Ces exceptions mises à part, les Mammifères présentent des dents différenciées ; ils sont donc très généralement *anisodontes* ou *hétérodondes*.

Il existe typiquement à chaque mâchoire trois sortes de dents qui peuvent tout d'abord se définir par leur fonction et par suite par leur forme la plus habituelle. Ce sont :

1° Les *incisives*, placées sur le devant des mâchoires, taillées en biseau et tranchantes ;

2° Les *canines*, pointues et servant à déchirer ;

3° Les *molaires*, placées en arrière, possédant une couronne plus large que les précédentes, et devenant chez les Herbivores plates comme des meules ; elles sont destinées à broyer.

Mais ces définitions basées sur la forme ne sont pas suffisamment précises ; cette forme peut en effet se modifier plus ou moins profondément avec le régime, et il est nécessaire, pour établir les comparaisons morphologiques, de baser nos définitions sur les connexions mêmes des dents.

En considérant la mâchoire supérieure, les incisives seront définies par le fait qu'elles s'insèrent sur les intermaxillaires. La canine est la première dent attachée aux maxillaires. Les autres dents sont les molaires. Les dents de la mâchoire inférieure portent le même nom que les dents correspondantes de la mâchoire supérieure.

Il faut remarquer que la définition de la canine est relativement imparfaite ; c'est qu'en somme elle n'est pas essentiellement distincte des molaires qui la suivent. Il est difficile dans certains cas de décider si on a affaire à une canine ou bien à une incisive ou à une molaire. Il faut faire intervenir à la fois la forme, la position et le rang de la dent.

Remplacement des dents. — La plupart des Mammifères possèdent deux dentitions successives : une première dentition, la *dentition de lait*, caractérise le jeune âge et dure pendant une période plus ou moins longue. Elle comprend les incisives, les canines et les premières molaires. A une époque déterminée, mais variable avec les divers types, ces dents tombent par résorption de la racine, et sont remplacées par d'autres qui se sont développées au-dessous d'elles (remplacement vertical.)

C'est la dentition définitive, qui comprend, outre les dents correspondant aux dents de lait, d'autres dents complémentaires à la partie postérieure de la mâchoire, les molaires complémentaires qui ne subissent jamais de remplacement. Les molaires se divisent ainsi en deux groupes : les *prémolaires* soumises au remplacement, les *vraies molaires* (*grosses molaires* ou *arrière-molaires*) qui ne sont jamais remplacées.

Les Mammifères qui présentent cette double dentition sont les ***Diphyodontes*** d'Owen. Chez eux le remplacement des dents se fait le plus souvent un temps plus ou moins long après la naissance, et la dentition de lait reste en usage pendant une assez longue période; dans certains types de Placentaires toutefois, le remplacement s'effectue très peu de temps après la naissance, et précède même parfois celle-ci (Insectivores, Chéiroptères); elle n'a alors aucune fonction. Chez les Sirénides, elle est tout à fait rudimentaire. Ce sont des ***Pseudo-monophyodontes***.

Enfin, chez les *Cétacés* et les *Édentés*, on n'observe qu'une dentition, on n'avait jusqu'ici pu trouver même les traces d'une autre dentition. Ce sont les ***Monophyodontes*** d'Owen. Les recherches récentes de Kukenthal et de Rose ont montré qu'en réalité c'était un caractère secondairement acquis. Il existe réellement deux dentitions, mais l'une d'elles, qui apparaît réellement sous forme rudimentaire, ne se développe pas (1).

Chez les Marsupiaux, un nouveau mode de remplacement des dents se manifeste : une seule dent est soumise au remplacement, c'est celle qu'on considère par convention comme la dernière prémolaire.

En réalité, toutes ces modifications diverses doivent être considerées comme des variations d'un type unique. Chez tous les Mammifères, il existe deux séries de dents, destinées en principe à se remplacer l'une l'autre. Chaque série naît, d'une façon indépendante, aux dépens d'une crête épithéliale qui pénètre dans le derme des mâchoires et se continue tout le long de celles-ci. C'est de cette crête dentaire que naissent les germes destinés à former chaque dent de la série. Chez tous les Placentaires Diphyodontes et Pseudo-monophyodontes, la première série comprend d'abord la dentition de lait tout entière, plus les vraies molaires. La seconde crête dentaire a subi une régression dans la région des molaires ; elle ne donne que les incisives, les canines et les prémolaires définitives. Chez les Cétacés, la première série persiste seule (série de dents de lait); la

(1) Kukenthal, *Anat. Anz.*, 1891 ; — *Biol. Centralbl.*, 1892. — Rose, *Ibid.* et *Anat. Anz.*, 1892. — Osborn, *Amer. Natur.*, t. 27, 1893.

seconde est rudimentaire. Chez les Édentés, se produit le phénomène inverse; la série première disparaît sans laisser de traces, la seconde tout entière se développe, même dans la région des molaires. Il n'existe donc pas de Monophyodontes vrais. Les deux groupes d'Owen diffèrent l'un de l'autre en ce que chez les prétendus Diphyodontes, la dentition définitive est constituée en partie de dents de la première série (molaires), en partie de dents de la seconde. Tandis que chez les prétendus Monophyodontes, toutes les dents font partie de la même série, soit de la première (Cétacés), soit de la seconde (Édentés). Enfin, chez les Marsupiaux, la première série persiste tout entière, la seconde crête entre en régression, sauf au niveau des quatrièmes prémolaires, et peut-être de deux ou trois autres dents, qui remplacent les dents correspondantes de la première série, ou s'intercalent au milieu de cette dernière.

On a beaucoup discuté sur la signification de ce remplacement des dents. Baume (1) le considère comme dû au recouvrement des mâchoires, qui ne permettent plus à toutes les dents héritées des Reptiles de se faire jour en même temps. Flower, Oldfield Thomas (2), etc., le considèrent comme un fait caractéristique des Mammifères, ne pouvant se rattacher à aucun fait connu en dehors de cette classe. Mais la plupart des auteurs, et c'est là, semble-t-il, l'avis le plus rationnel, voient dans ce phénomène un rappel de ce qui a lieu chez les Vertébrés inférieurs. On voit, en effet, chez les Poissons et les Reptiles, les dents usées ou brisées être remplacées par de nouvelles dents. Il existe ainsi plusieurs series de dents se succédant les unes aux autres. Chez les Mammifères (comme d'ailleurs chez beaucoup de Reptiles), le remplacement n'a plus d'importance physiologique. Le nombre des séries de dents se ramène à deux, et c'est bien plutôt dans un rappel d'un phénomène ancestral qu'il faut chercher la signification du processus.

Formules dentaires. — Étant données la constance absolue pour une même espèce et l'importance systématique de la dentition des Mammifères, il était important de pouvoir représenter brièvement celle-ci dans les diagnoses, et on a adopté des formules dentaires permettant d'indiquer le nombre des dents de chaque espèce. Une formule peut être écrite comme la somme de quatre fractions, se rapportant respectivement aux incisives, aux canines, aux prémolaires et aux molaires de la moitié des mâchoires, l'autre moitié s'en déduisant par symétrie. Dans chaque fraction le numérateur exprime le nombre des dents de la mâchoire supérieure, le dénominateur celles de la mâchoire inférieure. Ex. : $\frac{3}{3}+\frac{1}{1}+\frac{4}{4}+\frac{3}{3}$ veut dire qu'il existe sur chaque quart de mâchoire, 3 incisives, 1 canine, 4 prémolaires et 3 molaires. Cette formule peut encore s'écrire plus simple-

(1) Baume, *Odontologische Forschungen*. Leipzig, 1882.
(2) Flower, *Journ. An. Phys.*, t. III, 1869.

ment : $\frac{3\cdot1\cdot4\cdot3}{3\cdot1\cdot4\cdot3}$. C'est cette notation que nous adoptons dans tout ce qui suit.

Les dents sont toutes numérotées d'avant en arrière ; on peut d'ailleurs donner à chaque dent un symbole : I_3 représente la troisième incisive supérieure ; M_2, la deuxième molaire inférieure.

Formule dentaire primitive, ses modifications. — Malgré l'extrême variété de la dentition des Mammifères, on peut considérer tous les cas comme dérivés d'un type unique primitif. Owen avait déjà montré la possibilité de déterminer une pareille formule typique. C'était la dentition à 44 dents $\frac{11}{11}$, que nous avons formulée plus haut ($\frac{3\cdot1\cdot4\cdot3}{3\cdot1\cdot4\cdot3}$).

De cette formule peuvent se déduire toutes les autres formules de Placentaires, par réduction dans le nombre des dents. La Paléontologie vint à l'appui de cette théorie. Le plus grand nombre des Mammifères éocènes possèdent cette formule dentaire, et, dans les divers groupes, tandis que les types les plus généralisés se rapprochent de la formule à 44 dents, la réduction s'accentue à mesure qu'on s'adresse à des types plus récents et plus spécialisés.

La régression est d'ailleurs soumise à une règle simple, qui ne souffre que de rares exceptions : les incisives tendent à disparaître d'autant plus qu'elles sont plus éloignées du milieu de la mâchoire ; les molaires, d'autant plus qu'elles sont plus loin du point de contact entre les prémolaires et les vraies molaires. C'est pour cette raison que quelques zoologistes numérotent les dents à partir de ce point et comptent par suite les molaires d'avant en arrière, et les prémolaires d'arrière en avant.

Les Marsupiaux, quoique se rattachant nettement aux Placentaires par les traits généraux de leur dentition, s'en distinguent par des points de détail. D'après Oldfied Thomas, on peut faire dériver leur dentition d'une formule typique hypothétique qui est $\frac{5\cdot1}{5\cdot1}\frac{4}{4}\frac{5}{5}$ et qui peut être considérée comme la formule ancestrale de tous les Mammifères (Placentaires et Marsupiaux). Pour ce qui est de ces derniers, cette formule n'est plus représentée à l'époque actuelle ni parmi les fossiles dont la dentition est connue. Les *Didelphys*, qui ont la formule la plus généralisée, ont perdu la cinquième incisive inférieure, la *seconde* prémolaire et la cinquième molaire de chaque mâchoire. Leur formule est ainsi $\frac{5}{4}+\frac{1}{1}+\frac{3}{3}+\frac{4}{4}$.

Ajoutons que le nombre considérable des molaires chez les types mésozoïques semble indiquer qu'il faudrait élever encore le dernier terme de la formule ancestrale hypothétique qui devrait être $\frac{8}{8}$.

La dentition des Cétacés et des Édentés doit être considérée comme étrangère aux considérations qui viennent d'être énoncées. Elle est homodonte, et le nombre des dents peut être de beaucoup augmenté. Il atteint 240 dents chez le Dauphin. D'après Kükenthal, cette multiplication serait due à la séparation des tubercules des diverses dents. Cette théorie est bien difficilement admissible. La multiplication s'explique suffisamment par l'allongement des mâchoires, qui entraîne l'allongement du repli dentaire, et par suite amène la production de nouvelles dents.

Primitivement, les dents des ancêtres des Mammifères devaient être, comme celles de la plupart des Reptiles, semblables les unes aux autres, et tout fait supposer que cette dentition *isodonte* était formée de dents coniques et pointues, non masticatrices, mais simplement préhensiles (type *haplodonte*), séparées les unes des autres par des intervalles assez grands (fig. 479, A).

Les Cétacés et quelques Édentés présentent à l'époque actuelle une disposition tout à fait analogue. Mais on doit voir là chez les Cétacés au moins un phénomène de régression; Kükenthal a constaté en effet que dans les très jeunes embryons le sac dentaire avait une structure plus compliquée que dans les embryons plus âgés.

Chez tous les autres Mammifères, les dents ont subi des modifications profondes, elles se sont rapprochées les unes des autres, formant, dans le type complet, une série continue; cette continuité peut disparaître dans les types spécialisés, par la formation d'espaces vides de dents, les *barres* ou *diastèmes ;* mais ce sont là des vides secondairement acquis par la disparition d'une ou plusieurs dents.

Variations de formes des dents. — Pour ce qui a rapport à la forme de la dent, la *canine* dérive directement du type *haplodonte* primitif; elle a gardé la forme conique et sa seule modification consiste dans un plus grand développement en rapport avec ses fonctions nouvelles. Elle n'a qu'une racine, sauf dans des cas très rares (quelques Marsupiaux et Insectivores). Elle disparaît chez les Herbivores, à moins qu'elle ne soit transformée en défense ou qu'elle ne s'ajoute à la série des incisives (mâchoire inférieure des Ruminants).

Les *incisives* n'ont pas subi non plus de grandes transformations; elles se sont comprimées et aplaties: la pointe primitive a été remplacée par une arête tranchante.

Les modifications sont autrement importantes pour ce qui a trait aux *molaires;* celles-ci ont en effet le rôle capital dans la mastication. De là d'importantes transformations qui se ramè-

nent en définitive à la production de pointes ou de tubercules accessoires à côté de la pointe primitive. De là l'élargissement et la complication croissante de la couronne. D'une façon générale d'ailleurs, la complication est d'autant plus grande que la dent est placée plus en arrière ; il se forme ainsi une série continue de complications graduelles de la canine à la dernière molaire.

Le processus de l'évolution de la dent a été suivi d'une façon très nette et très intéressante par Osborn ; c'est surtout de son travail que sont inspirées les lignes suivantes :

1° Il n'existe aucune espèce vivante ou fossile réalisant chez les Mammifères le type *haplodonte* proprement dit, c'est-à-dire primitif. Toutefois *Dromatherium* s'en rapproche énormément, ses molaires étant coniques, mais avec de petites pointes accessoires en avant et en arrière (fig. 479).

2° Le développement plus grand de ces pointes nous amène au type *triconodonte* ou *tricuspide*, réalisé chez plusieurs genres

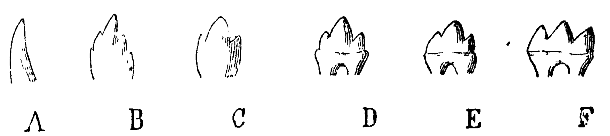


Fig. 479. — Types primitifs des Molaires. — A, type Haplodonte (Dauphin); B, Haplodonte (*Dromatherium*) ; C, D, E, F, Triconodonte : C, *Microconodon ;* D, *Amphilestes ;* E, *Phascolotherium ;* F, *Triconodon.*

mésozoïques (*Microconodon*, *Phascolotherium*, *Amphilestes*, *Triconodon*, etc.) et qui présente trois pointes égales ou non, placées l'une derrière l'autre.

3° Le type *trituberculaire* ou *trigonodonte* se déduit des précédents. Il présente trois tubercules disposés en triangle. Ce type a une importance toute particulière ; c'est d'après Osborn le type pour ainsi dire *central* de la dent des Mammifères ; toutes les dents représentent un stade de l'évolution vers ce type ou s'en déduisent directement. Il est très fréquent dans les types mésozoïques. Aussi Osborn donne-t-il à l'ensemble de ces 3 tubercules le nom de *triangle primitif.* Mais le type trituberculaire se conserve très rarement, et il subit des modifications plus ou moins profondes que nous devons examiner. Il faut pour cela distinguer les molaires supérieures et les molaires inférieures, l'évolution n'étant pas la même aux deux mâchoires. D'une façon générale, on peut dire que l'apparition de nouveaux tubercules se fait d'avant en arrière pour les molaires inférieures, de l'extérieur vers l'intérieur pour les su-

périeures : les premières s'allongent, les secondes s'élargissent.

I° ***Molaires inférieures.*** — Les trois cuspides primitifs sont disposés l'un (α) en avant et au côté interne ; les deux autres en arrière ; un de ces derniers (β') se place directement derrière α ; l'autre β, seul au côté externe, est en général le plus développé ; il représente le tubercule primitif (fig. 480, A).

1° En arrière de β et β', apparaît un tubercule postérieur γ, généralement bas et large, le *talon*. Ce type se trouve réalisé dans un très grand nombre de Carnivores, chez les Marsupiaux carnassiers, chez les Insectivores. La dent est presque toujours

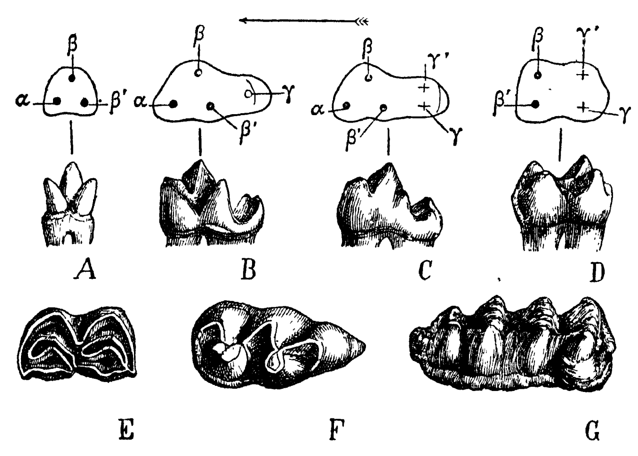


Fig. 480. — Types de molaires inférieures. — A, Trituberculaire (*Spalacotherium*) ; B, Tuberculo-sectorial (*Viverra*) ; C, Quinquetuberculaire (*Lupus*) ; D, Quadrituberculaire (*Dicotyles*) ; E, Quadrituberculaire (*Cervus elaphus*) ; F, Trilobée (*Pachynolophus*) ; G, Quadrilobée (*Mastodon turicensis*). — (Les schémas accompagnant les figures A, B, C, D, représentent la dent vue de face, les tubercules étant notés en conformité avec les schémas de la figure 482. La flèche indique la direction antérieure. Les dénominations des tubercules sont données dans le tableau de la page 877).

spécialisée dans le sens carnassier. Elle est tranchante, c'est le type *tuberculo-sectorial* de Cope (fig. 480, B).

2° Par bipartition du talon, la dent devint *quinquetuberculaire* (C).

3° Chez le plus nombre des Herbivores et des Omnivores, le tubercule antérieur se réduit, mais les deux tubercules du talon ayant atteint la hauteur des deux tubercules restant du triangle primitif, on a une dent *quadrituberculaire* présentant quatre tubercules égaux, disposés en carré, libres ou réunis par des crêtes (Primates, Ongulés, Marsupiaux, Herbivores, D, E).

4° En arrière du talon, il se forme des lobes nouveaux géné-

ralement bicuspides et disposés transversalement. Le cas où il existe un seul de ces lobes est très fréquent dans les molaires d'Herbivores. Les dents des Rongeurs et surtout celles des Proboscidiens ont au contraire un grand nombre de lobes supplémentaires (F, G).

II. ***Molaires supérieures.*** — Des trois tubercules primitifs deux (a, c) sont à l'extérieur; le troisième (b) est à l'intérieur, en avant. Ce type *trituberculaire simple* persiste beaucoup plus fréquent qu'à la mâchoire inférieure. On le trouve chez les Marsupiaux carnivores, les Créodontes et les Carnivores. Il est facile de concevoir que dans une rangée de pareilles dents trituberculaires, le côté interne présente des vides en forme de V; c'est dans ces vides que pénètre la partie haute de la dent inférieure

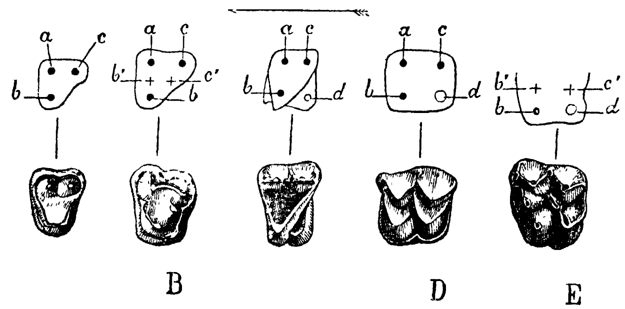


Fig. 481. — Types de molaires supérieures. — A, Trituberculaire (*Mioclænus*); B, Quinquetuberculaire (*Protochriacus*); C, Quadrituberculaire (*Tarsius spectrum*); D, Quadrituberculaire (*Prodemotherium*); E, Sextuberculaire (*Pachynolophus*).

dont le talon seul porte contre la dent supérieure (Carnivores) (fig. 481, A).

Une modification de ce type dans le sens carnassier a été appelée par Rütimeyer *trigodonoute :* le tubercule interne est en forme de V, et les deux autres sont reliés par des crêtes tranchantes ou mousses. Il est plus fréquent que le type simple, et se rencontre non seulement dans les groupes ci-dessus, mais chez les Condylarthes, les Tillodontes, les Insectivores, les Chéiroptères, les Primates.

2° Deux tubercules accessoires b' c' peuvent apparaître entre les précédents, de façon à rendre la dent *quinquetuberculaire.* On rencontre ce type dans un certain nombre d'espèces des groupes ci-dessus nommés (fig. 481, B).

3° Chez les Omnivores et les Herbivores, un nouveau tubercule vient s'ajouter au triangle primitif; il apparaît comme une

dépendance du *cingulum*, c'est-à-dire du bourrelet qui orne la base de la couronne au-dessus du collet. Ce quatrième tubercule *d* devient égal aux tubercules primitifs, forme un carré caractérisant la dent *quadrituberculaire* (C, D).

4° Si à ces quatre tubercules s'ajoutent un ou deux des tubercules intermédiaires indiqués plus haut (2°), on arrive à un nouveau type de dent *quinquetuberculaire* ou à une dent *sextuberculaire* (E).

Modification de forme suivant le régime. — Le nombre des tubercules n'est pas le seul facteur qui intervienne dans les modifications de la molaire. Si on peut considérer ce nombre comme définissant le degré de complexité de la dent, la forme même de ces tubercules et leurs rapports réciproques peuvent influer notablement sur la figure que présente la couronne, de façon que chacun des types dentaires énumérés plus haut se divise en un certain nombre de variétés :

1° Les tubercules peuvent rester distincts, leur pointe étant d'ailleurs mousse ou aiguë ; c'est le type primitif, le type *bunodonte*.

2° Chez les Carnivores, les tubercules sont comprimés latéralement; de chaque côté de la pointe existe ainsi une arête tranchante, qui se continue à sa base avec les arêtes des tubercules voisins. C'est le type *sécodonte*.

3° Chez les Insectivores, le tubercule a la forme d'un V dont le sommet est constitué par la pointe.

4° Dans le type *lophodonte*, spécial aux Herbivores et aux Omnivores, les tubercules s'émoussent et s'abaissent en s'élargissant; de plus il se développe des crêtes tantôt droites et réunissant directement deux tubercules, tantôt recourbées en forme d'arcs et pouvant être alors considérées comme les jambages de chacun des tubercules en forme de V. La disposition des crêtes est d'ailleurs sensiblement perpendiculaire au sens de la mastication : chez les Rongeurs et les Proboscidiens, où la mâchoire se meut d'avant en arrière, les crêtes sont transversales; chez les Ruminants, où dominent les mouvements de latéralité, elles sont plutôt longitudinales; dans ce groupe, elles affectent la forme de croissants, ce qui a fait donner à cette variété le nom de *sélénodonte*.



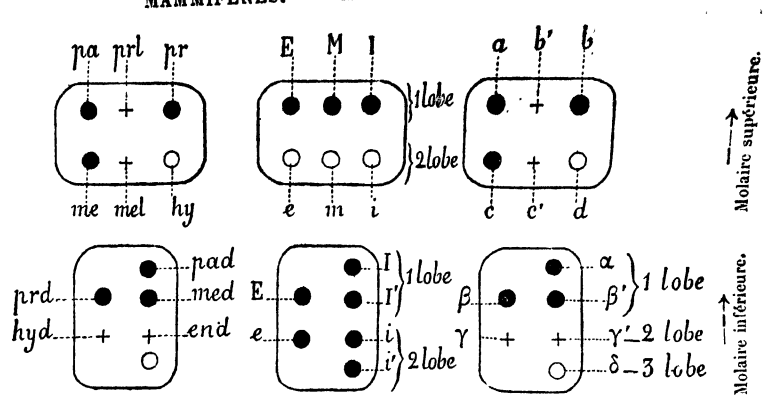


Fig. 482. — Concordance des notations pour les tubercules des Molaires. (Les flèches indiquent la direction antérieure.)

Concordance des Notations.

MOLAIRES INFÉRIEURES.

	Notation allemande.	Notation de M. Gaudry.			Dénomination et notation d'Osborn.		
Triangle primitif.	α	(I)	antéro-interne	=	paroconide	=	*pad*
	β	(L)	antéro-externe	=	protoconide	=	*prd*
	β'	(I')	antéro-intermédiaire	=	métaconide	=	*med*
	γ	(*e*)	postéro-externe	=	hypoconide	=	*hyd*
	γ'	(*i*)	postéro-intermédiaire	=	entoconide	=	*end*

MOLAIRES SUPÉRIEURES.

Triangle primitif.	*a*	(L)	antéro-externe	=	paracone	=	*pa*
	b	(I)	antéro-interne	=	protocone	=	*pr*
	c	(*e*)	postéro-externe	=	métacone	=	*me*
	b'	(M)	antéro-intermédiaire	=	protoconule	=	*prl*
	c'	(*m*)	postéro-intermédiaire	=	métaconule	=	*mel*
	d	(*i*)	postéro-interne	=	hypocone	=	*hy*

§ 4. — Classification (1).

1re Sous-Classe. — PROTOTHÉRIENS

Mammifères de petite taille, d'organisation primitive. Les fossiles sont connus en général par leurs dents et leurs mâchoires.

On réunit sous le nom de PROTOTHÉRIENS un certain nombre de Mammifères de petite taille (sauf *Tritylodon*) dont les caractères connus révèlent l'état primitif, et que l'on s'accorde à considérer comme les ancêtres de tout le groupe. Cette conception repose tout d'abord sur l'âge reculé des couches qui renferment leurs débris : elles datent de l'époque secondaire ou

(1) La classification qui nous paraît le plus en accord avec les principes qui nous ont guidés jusqu'ici, et qui tient le mieux compte des découvertes récentes, est celle de Döderlein que nous acceptons au moins dans ses grands traits.

tout au plus des assises tertiaires les plus anciennes. Le premier Protothérien, qui est d'ailleurs le plus ancien Mammifère connu, *Dromatherium*, date du Trias, et ce groupe disparaît dès le début de l'Éocène : les derniers représentants se rencontrent dans les couches paléocènes de Cernay près Reims, de Puerco (Arizona) et du rio Gallegos (Patagonie australe).

Les débris qui se rapportent à ce groupe sont extrêmement incomplets. Ils se réduisent à des dents ou à des maxillaires inférieurs. Très rarement le crâne nous est connu (*Tritylodon*) ; quant aux autres parties du squelette, on n'en possède que des fragments épars. On conçoit dès lors la difficulté de déterminer d'une façon précise les affinités de ces animaux.

Pour quelques auteurs (Ameghino) ils rentrent dans le groupe des Marsupiaux, et se partagent entre les Diprotodontes et les Polyprotodontes. C'était l'opinion généralement admise anciennement.

Pour d'autres auteurs au contraire (Marsh, Osborn, Doderlein), ce sont les représentants d'un type spécial primitif, dont certains gardent des caractères assez nettement reptiliens, tandis que les autres, présentant un type très généralisé, indiquent des rapports manifestes avec les Marsupiaux d'une part, avec les Insectivores de l'autre, et par suite peuvent jusqu'à un certain point être considérés comme voisins de la souche commune de ces deux ordres. Quelques-uns de ces Protothériens, les *Multituberculés*, possèdent des dents tout à fait comparables à celles que Poulton a découvertes récemment chez le jeune Ornithorhynque.

Cette analogie, en rapprochant les Protothériens des Monotrèmes, dont l'organisation présente tant de caractères primitifs, et qui sont très certainement les plus voisins de la souche originelle des Mammifères, vient confirmer la nature tout à fait primordiale de ces premiers Mammifères. On a voulu tirer de cette ressemblance dans la dentition, des conclusions relativement à la constitution du reste de l'organisme, et notamment du squelette. Ces conclusions sont évidemment très hasardées ; cependant Marsh a trouvé au milieu des dents et d'autres débris dans les couches de Laramie des fragments de squelette, qu'il a décrits sous le nom de *Camptomus*, et où il a reconnu un coracoïde et un interclaviculaire. S'il était démontré, comme le pense Marsh, que ce sont bien des débris de Mammifères crétacés, ce qui semble bien vraisemblable, et qu'ils n'appartiennent pas, comme le suggère Ameghino, à un Reptile quelconque, le caractère primitif des Protothériens et leur connexion étroite avec les Monotrèmes seraient mis hors de doute.

Quoi qu'il en soit, nous conserverons ici la sous-classe des Protothériens, en y rangeant les Monotrèmes, leurs survivants actuels, sous la réserve, expliquée plus haut, que ce groupement est provisoire; il est possible que de nouvelles découverte viennent le disloquer et exiger le rattachement de tel ou tel genre soit aux Marsupiaux, soit à des Placentaires (Insectivores).

1er Ordre. — PANTOTHÉRIENS (1).

Mammifères mésozoïques, de petite taille, connus seulement par leurs maxillaires, ayant 44 dents semblables à celles des Insectivores; les molaires et les prémolaires très semblables entre elles, de structure simple. Ils devaient être monophyodontes, mais chez un genre (Triconodon) *la dernière prémolaire était soumise au remplacement. Canine à 2 racines. Symphyse de la mandibule non ossifiee; sillon mylo-hyoidien très net. Angle inferieur de la mandibule infléchi ou non en dedans.*

Les Pantothériens (2), connus seulement par des dents ou des maxillaires inférieurs, se rencontrent exclusivement dans les terrains secondaires, depuis le Trias jusqu'au Crétacé de Laramie. Cette ancienneté les fait considérer comme les plus voisins de la couche originelle du type Mammifère, opinion qui est confirmée par le caractère très généralisé que présente leur dentition. Le nombre de leurs dents dépasse presque toujours le nombre 44, si caractéristique chez les Mammifères placentaires; mais la distinction des quatre sortes de dents est déjà très nette, ce qui ne peut nous étonner, puisque nous l'avons déjà vue ébauchée chez les Reptiles Thériodontes.

La forme de ces dents est d'ailleurs très simple et très peu spécialisée; elles se ramènent toutes au type triconodonte ou trituberculé, et les diverses familles représentent précisément les stades de constitution de ces types, décrits dans la partie génerale.

La plupart des genres paraissent monophyodontes; toutefois, chez *Triconodon*, la dernière prémolaire est seule soumise au remplacement, comme chez les Marsupiaux actuels. Un autre

(1) Lemoine. *Op. cit.* — Marsh. *Ann. Journ.*, t. XV, XVIII, XX, XXI, XXXVIII, XLIII. — Osborn. *Proceed. Phil. Ac. Nat. sc.*, 1886, 1887, 1888. — Owen. Observ. on *Thylacotherium* and *Phascolotherium*. *Trans. geol. Soc. London*, 1839. — Monograph of foss. Mammalia of the British Mesozoic formations. *Pal. Soc.*, 1871.

(2) Ils sont rattachés par Ameghino, Lydekker et Zittel, aux Marsupiaux Polyprotodontes.

caractère également propre à certains Marsupiaux est la présence d'un profond sillon *mylo-hyoïdien*, à la face interne du maxillaire inférieur, sillon absolument constant dans les Pantothériens.

Autre caractère marsupial : dans certains cas (*Triconodontidés*) l'angle inférieur de la mâchoire, l'apophyse angulaire, est très fortement recourbé en dedans ; ce phénomène, connu sous le nom d'*inversion de l'angulaire*, a pour résultat de faire paraître beaucoup plus basse la position du condyle de la mâchoire ; dans beaucoup de genres, la branche montante du maxillaire semble nulle, et le condyle semble terminer le bord inférieur même du maxillaire (1). Mais ce caractère fait défaut dans beaucoup de formes (*Dromathériidés*, *Amphithériidés*) qui paraissent par suite plus voisines des Insectivores que des Marsupiaux.

1re FAMILLE. — DROMATHÉRIIDÉS.

Dromatherium Emm. $\left(\frac{?}{3.1\ 3.7}\right)$ est le plus primitif des Mammifères connus. Osborn, qui en fait un ordre à part (*Protodontes*), a insisté sur les ressemblances que présente sa dentition avec celle des Thériodontes. Les incisives, très écartées les unes des autres, ne sont que des dents préhensiles ; en arrière de la canine, assez développée, se trouve un intervalle assez grand que suivent les prémolaires, très simples. Les molaires, à une seule racine, sont également les plus simples connues. Elles sont presque unicuspides, comme devaient l'être, d'après la théorie, les dents des ancêtres des Mammifères ; néanmoins, en avant et en arrière de la pointe principale, se trouvent d'autres pointes plus petites, ayant même parfois une petite pointe accessoire. C'est donc un acheminement vers la dent triconodonte, mieux indiqué encore chez *Microconodon* Osborn. Ces deux genres datent du Trias supérieur de la Caroline du Nord (fig. 483).

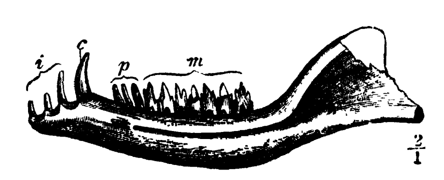


Fig. 483. — *Dromatherium sylvestre* Emm. Trias (Chatham-Coal Fields) de la Caroline du Nord. Mâchoire inférieure droite.

(1) Voir Gaudry. *Foss. second.*, p. 281.

2e FAMILLE. — TRICONODONTIDÉS (*Carnassiers primitifs*, Filhol).

Le type triconodonte s'accentue encore chez *Amphilestes* Owen (Bathonien de Stonesfield) $\frac{?}{(3\,?)\,1\,4\,6}$, dont les molaires présentent trois pointes dont la médiane est un peu plus élevée que les latérales ; elles présentent de plus un *cingulum* qui les différencie des dents de la famille précédente. Enfin chez *Triconodon* Owen du Purbeckien et du Jurassique du Wyoming $\left(\frac{?\,1\,4\,(3\,4)}{3\,1\,4\,(3\text{-}4)}\right)$ les trois pointes deviennent à peu près égales, réalisant complètement le type triconodonte. *Triacanthodon* Owen représente la dentition de lait et montre que seule P_4 est remplacée (Osborn, Lydekker). Ces divers genres sont d'ailleurs différenciés dans le sens sécodonte, les diverses pointes des dents étant comprimées latéralement et tranchantes.

3e FAMILLE. — SPALACOTHÉRIIDÉS (*Carnassiers primitifs*, Filhol).

Cette famille du Purbeck est caracterisé par l'apparition du type trituberculaire, c'est-à-dire par la disposition en triangle des tubercules des molaires. Elle renferme les genres *Spalacotherium* Owen $\left(\frac{?\,1\,4\,6}{3\,1\,4\,6}\right)$, dont les molaires ressemblent trait pour trait à celles des Chrysochlores, *Phascolotherium* Owen, du Purbeck, et *Menacodon* Marsh, de l'Amérique du Nord.

4e FAMILLE. — AMPHITHÉRIIDÉS (*Omnivores primitifs*, Filhol).

Cette dernière famille est de beaucoup la plus nombreuse de l'ordre, en même temps que la plus récente. A part *Amphitherium* de l'Oolithe de Stonesfield, tous les genres, assez nombreux, appartiennent au Purbeckien anglais et aux couches du Jurassique supérieur et du Crétacé supérieur du Wyoming. Le type trituberculaire s'affirme dans le sens sécodonte, par l'adjonction en arrière des trois tubercules primaires, d'un talon ou *hypoconiae*, plus bas que le reste de la dent.

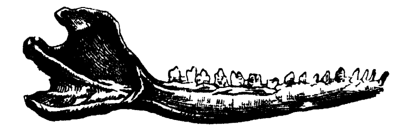


Fig 484 — Mâchoire inférieure d'*Amphitherium Prevosti* Bl. Bathonien, Stonesfield (× 2. Owen).

Amphitherium de Blainv. $\frac{?}{?\,1\,5\,?}$, Bathonien (fig. 484).

Amblotherium Owen $\frac{?}{4\,1\,4\,(7\,8)}$, Purbeckien.

2e Ordre. — ALLOTHÉRIENS (*MULTITUBERCULÉS*) (1).

Mammifères mésozoïques ou paléocènes à incisives fortes, scalpriformes, généralement sans canines, et à molaires le plus souvent munies de plusieurs tubercules disposés en séries. Angle de la mandibule incurvé en dedans, pas de sillon mylo-hyoïdien. Très probablement un coracoïde distinct.

Autant l'ordre précédent était généralisé et pouvait être regardé comme un type initial, autant les Allothériens se font remarquer par la spécialisation de leurs caractères. Ce sont des types terminaux qui semblent s'être éteints sans descendance. Leurs énormes incisives inférieures, au nombre de deux seulement, mais développées comme chez les Rongeurs, et l'absence de canines suffisent à les caractériser. Toutefois cela les rapproche des Marsupiaux Diprotodontes actuels, parmi lesquels on les avait tout d'abord rangés, et auxquels Ameghino propose encore de les rattacher. Ils ont comme eux l'angle inférieur de la mâchoire fortement incurvé en dedans, et les dents si curieusement spécialisées des *Plagiaulax* se retrouvent chez quelques *Macropodidés* (*Hypsiprymnus*). Ils se distinguent toutefois des Marsupiaux :

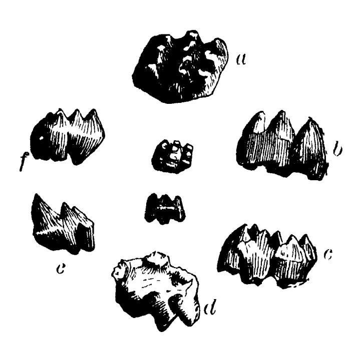


Fig. 485. — Molaire de *Tritylodon Fraasi* Lyd. Rhétien de Strasbourg. *a*, face supérieure ; *b*, face antérieure ; *c*, face postérieure ; *d*, face basale; *e*, *f*, faces latérales (× 3). Au centre, la même grandeur naturelle.

1° Par la forme en général très différente des molaires, plus semblables à celles de l'Ornithorhynque, et qui ont valu au groupe tout entier le nom trop peu général de *Multituberculés* (fig. 485).

2° En ce qu'une incisive supérieure se développe pour s'opposer à l'incisive inférieure, et c'est la seconde et non pas la première comme chez les Marsupiaux.

3° La grosse dent différenciée des *Plagiaulax* est, suivant

(1) Cope. *Am. Nat.*, 1881, 1882, 1885. — Lemoine. *Bull. Soc. Géol.*, 3e série, t. XIII, XVIII et XIX. — Marsh. *Amer. Journ. Sc.*, XV, XVIII, XX, XXI. — Osborn. The structure and classific. of the mesozoic Mammalia. *Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, t. IX, 1888. — A review of the cretaceous Mammalia. *Am. Nat.*, 1891. — Owen. A monograph. of foss. Mammalia of the British mesozoic formations. *Pal. Soc*, 1891.

Ameghino lui-même, la première molaire; elle n'est donc pas l'homologue de la dent d'*Hypsiprymnus*, qui est la dernière prémolaire. Cette dent a une arête tranchante fortement convexe et même aiguë, au lieu d'être rectiligne ou concave, comme chez les Marsupiaux.

4° Enfin, et c'est là le critérium le plus important, les Allothériens disparaissent partout dès les premières couches de l'Éocène inférieur, et les Diprotodontes n'apparaissent que dans le Quaternaire. Il n'y a donc pas apparence, dans l'état actuel de nos connaissances, de filiation directe, mais il y a plutôt simple convergence.

Ce groupe est, comme le précédent, représenté surtout par des dents et des mandibules; certains types sont cependant connus par leurs crânes. Un seul membre antérieur a été décrit sous le nom de *Theriodesmus* et appartient sans doute au genre *Tritylodon*. Ce membre est remarquable par la présence de deux centraux. Le coracoide et l'interclaviculaire découverts par Marsh à Laramie et décrits sous le nom de *Camptomus*, appartiennent peut-être aussi à cet ordre.

La formule dentaire générale peut être représentée par $\frac{3\text{-}1.0.m.n}{1.0.m'.n'}$. L'incisive inférieure et la seconde incisive supérieure se développent extrêmement, les autres incisives supérieures pouvant disparaître.

Les prémolaires sont tantôt tranchantes (Plagiaulacidés), tantôt tuberculeuses (Tritylodontidés), tantôt simplement préhensiles et analogues à des dents de Poissons (genres de la République Argentine) et permettent de définir les familles.

Enfin, les molaires présentent des tubercules alignés en séries longitudinales; il y a toujours deux séries sur les molaires inférieures et deux ou trois sur les supérieures. Ce caractère des molaires n'est pas général :

1° Il ne s'applique pas à la première molaire des Plagiaulacidés, qui est différenciée comme les prémolaires; elle avait d'ailleurs été considérée comme prémolaire, mais n'est pas soumise au remplacement et doit, par suite, être regardée comme une molaire (Ameghino). (Dans les formules suivantes, nous suivons l'opinion d'Ameghino. Elles diffèrent, par suite, des formules ordinairement données par la présence d'une molaire de plus et d'une prémolaire de moins.)

2° Il ne s'applique pas non plus aux genres de la République Argentine. Aussi, avons-nous dû rejeter le nom de Multituberculés qui ne s'appliquerait qu'aux Plagiaulacidés et aux Tritylodontidés.

A. Allothériens de la République Argentine.

Dans la Patagonie australe, sur les bords du Rio Gallegos, Ameghino a découvert toute une série de types appartenant au groupe qui nous occupe, et qui ne renferment pas moins de 14 genres, répartis en 4 familles. Marsh les considère comme les précurseurs des Plagiaulacidés; il est certain en effet qu'ils sont moins spécialisés que ces derniers, mais ils ne peuvent être regardés comme leurs ancêtres, à cause de leur apparition plus tardive, et de la forme très particulière, presque anormale, des prémolaires.

Voici ces 4 familles par ordre de spécialisation croissante :

1. Garzonidés $\frac{?}{1.0.3.4}$. — Type assez généralisé ; prémolaires du type trituberculaire à talon ; molaires tendant à la sériation des tubercules en deux lignes longitudinales. C'est la famille qui peut à la rigueur être considérée comme faisant le passage entre les Multituberculés (s. str.) d'Europe et de Laramie et les familles suivantes.

2. Épanortidés $\frac{?}{1.1.4.4}$. — La canine et les 3 premières prémolaires se spécialisent comme dans les deux familles suivantes ; ce sont de petites dents lisses, basses et aplaties, en forme de crochets; cette conformation, absolument unique chez les Mammifères, a une apparence reptilienne et même ichthyoïde très accentuée.

3. Décastididés $\frac{?}{1.1.4.4}$. — Prédominance de M_1.

4. Abdéritidés $\frac{?}{1.1.4.4}$. — Les 4 prémolaires très réduites; M_1 a pris l'aspect d'une dent de *Plagiaulax*, au moins dans sa partie antérieure, qui est tranchante et creusée de sillons obliques.

B. Allothériens de l'Europe et de l'Amérique du Nord.

1re FAMILLE — PLAGIAULACIDÉS.

Prémolaires (0-3) et première molaire (Ameghino) fortement comprimées, tranchantes et ornées de sillons obliques, la molaire beaucoup plus volumineuse. En arrière, 2 petites molaires avec 2 rangées de tubercules.

Plagiaulax Falconer $\left(\frac{?}{1.0.2.3}\right)$ du Purbeck de Dorsetshire. *P. Dawsonii*, le premier Mammifère découvert dans le Crétacé d'Europe

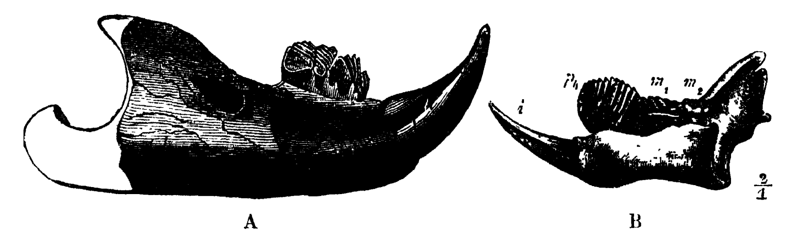


Fig. 486. — *Plagiaulacidés.* — A, *Plagiaulax Becklesii* Falc. Purbeckien (mâchoire incomplète × 3) (Owen). — B, *Neoplagiaulax eocænus* Lem. Éocène inférieur de Cernay. — P_4, première molaire d'après Ameghino (Lemoine).

(Wealdien d'Hastings), et décrit de nouveau par Smith Woodward (1891) (fig. 486).

Ctenacodon Marsh, du Jurassique supérieur des Montagnes Rocheuses, $\frac{?}{1.0.3.3}$. La grande molaire n'est pas sillonnée, mais seulement dentée.

Neoplagiaulax Lem. ($\frac{?}{1003}$) est le chef de file d'une série caractérisée par l'absence de molaire (*N. eocænus* Lem., Cernay, (fig. 486) *N. americanus* Cope, Puerco). A côté de lui se rangent *Liotomus Marshi* Lem., de l'Éocène de Reims qui ne diffère que par sa molaire dentée et non striée, et *Ptilodus mediævus* Cope, du Puerco, $\frac{?}{1.0.1.3}$, qui possède une petite prémolaire.

Un grand nombre des espèces décrites par Marsh dans le Crétacé de Laramie, et représentées seulement par des dents isolées, doivent, d'après Osborn et la plupart des paléontologistes, être réparties soit dans cette famille, soit dans les précédentes (Ex. : *Halodon* (prémolaires tranchantes), *Dipriodon*, *Triprio-don*, *Solenacodon* Marsh doivent être rattachés au même genre que *Meniscoënus* Cope, représenté par des espèces relativement grandes.

La famille des Bolodontidés, établie uniquement sur des parties appartenant à la mâchoire supérieure, doit, d'après Osborn et Ameghino, disparaître, comme faisant partie de la précédente. Le genre type *Bolodon* Owen, fondé sur une mâchoire supérieure ($\frac{2.0.3.4}{?}$) du Dorsetshire, se confondrait avec *Plagiaulax*. Les trois prémolaires sont trituberculaires et sillonnées; les quatre molaires ont chacune deux rangées de tubercules.

C'est à ce petit groupe qu'on rattache, mais d'une façon très douteuse, le genre *Microlestes* Plien., le plus ancien Mammifère européen connu. Il est fondé sur une dent à deux rangées de tubercules découverte dans le Rhétien du Wurtemberg et décrite par Plieninger en 1847. Deux autres dents semblables ont été trouvées plus tard dans le Rhétien du comté de Somerset (Angleterre). Ce sont des dents supérieures tout à fait semblables à celles de *Bolodon*, et qui, comme ce dernier, devraient par suite être rattachées aux Plagiaulacidés (fig. 487).



Fig. 487. — Dent de *Microlestes*, vue sous ses différents aspects.

2e FAMILLE. — TRITYLODONTIDÉS.

Cette famille n'est aussi connue que par des pièces dépendant du crâne ou de la mâchoire supérieure.

Le type, *Tritylodon* Owen, connu d'abord par une dent du Rhétien de Stuttgart, est représenté maintenant par un crâne presque entier, provenant de l'Afrique australe, et appartenant

sans doute au même âge (fig. 488). La formule est $\frac{2.0\ 2.4}{?}$ ou $\frac{2.0.3.3}{\ }$ (Filhol). Des deux incisives, la première, qui représente I^2, est grande et scalpriforme, l'autre est petite. Les vraies molaires ont trois séries de tubercules aigus, qui se continuent d'une

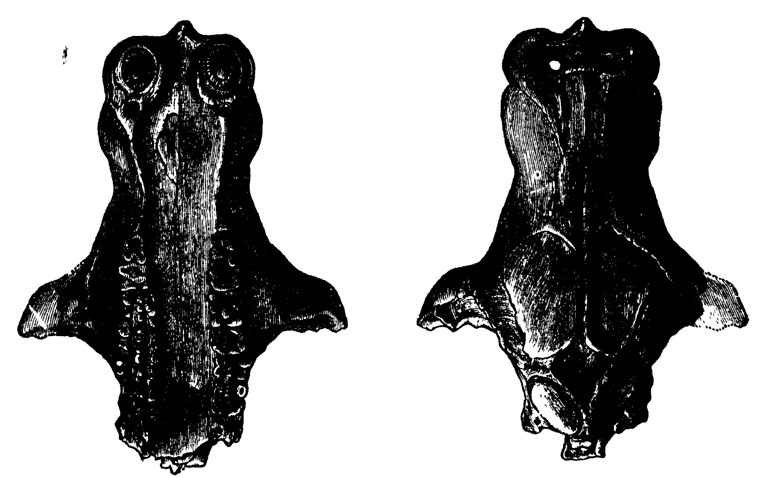


Fig. 488. — *Tritylodon longævus* Ow. Trias du Cap (Karoo-formation). La partie antérieure est située en haut (OWEN).

dent à l'autre sur toute la rangée des molaires. L'animal avait la taille d'un Lapin.

C'est dans la même couche qu'on a trouvé la patte décrite sous le nom de *Theriodesmus* Seeley, qui est sans doute une patte de *Tritylodon*.

Le genre *Chirox* Cope, du Puerco, dont Cope fait une famille à part, est aussi connu par sa mâchoire supérieure où les premières molaires ont 2 rangées, les dernières 3 rangées de tubercules. C'est à cette place peut-être qu'il faut placer le genre fort mal connu *Stereognathus* Owen, de Stonesfield.

3e FAMILLE. — POLYMASTODONTIDÉS.

Représentée par des espèces de Puerco, cette famille a pour type le genre *Polymastodon* Cope, qui a 1 prémolaire tuberculaire et 2 molaires, allongées *transversalement*, avec 3 rangées de tubercules plus mousses que dans la famille précédente.

3e Ordre. — MONOTRÈMES.

Mâchoires sans dents à l'état adulte, recouvertes d'un bec corné. Coracoïde, précoracoïde et épisternum distincts; des os marsupiaux.

— Conduits génitaux et urinaires débouchant dans le rectum; ovipares; mamelles sans mamelons.

Le genre *Echidna* est représenté dans le Quaternaire d'Australie par différentes pièces osseuses dénommées *Proechidna Oweni* Krefft.

Les Monotrèmes peuvent être considérés comme les représentants attardés des Protothériens primitifs. Néanmoins dans cette hypothèse, l'absence de toute forme de transition dans le Tertiaire est difficile à expliquer autrement que par l'insuffisance de nos connaissances sur les fossiles australiens. L'organisation des Monotrèmes les caractérise nettement comme les plus inférieurs des Mammifères; les ceintures et les membres en particulier se relient facilement à ceux des Reptiles Théromorphes. Mais d'autre part la conformation des organes génitaux et la suture précoce des os du crâne les rapprochent des Oiseaux et sont difficile à expliquer. La présence d'un bec corné et l'absence de dents à l'état adulte, au contraire, n'ont rien de surprenant, puisque nous les rencontrons fréquemment chez les Reptiles. En somme les Monotrèmes, à côté de caractères très primitifs et reptiliens, montrent des particularités marquant une spécialisation qui, suivant toute vraisemblance, a seule permis leur persistance parmi les types plus parfaits (Marsupiaux) avec lesquels ils vivent.

2e Sous-Classe. — MÉTATHÉRIENS (*MARSUPIAUX*) (1).

Mammifères aplacentaires, dont le bassin présente, dans les deux sexes, des os marsupiaux ou épipubis. *Sutures du crâne longtemps distinctes. Dentition complète, très variable. La dernière prémolaire seule est soumise au remplacement.*

Indépendance et polymorphisme du groupe. — Les Marsupiaux, déjà distingués par de Blainville sous le nom de *Didelphes*, ont été élevés au rang de sous-classe distincte par Huxley sous le nom de *Métathériens*. L'idée théorique qui a présidé à cette détermination est leur indépendance phylogénique. Il est vraisemblable que les trois sous-classes que nous avons distinguées dans les Mammifères ont divergé dès l'origine, et que les Protomammifères ont séparément et successivement donné naissance à ces trois rameaux. La Paléontologie n'a pas donné, à la vérité, une démonstration péremptoire de cette indépendance; mais elle n'a non plus donné aucun argument contraire, et un certain nombre de points de détail semblent aujourd'hui rendre assez probable que les Mammifères placentaires, à la différence de ce qu'on a cru longtemps, ne descendent nullement d'ancêtres Marsupiaux. L'opinion contraire, généralement adoptée jusqu'à ces dernières années, et soutenue encore par d'assez nombreux paléontologistes, reposait sur deux bases principales : 1° la détermination comme Marsupiaux de tous les Mammifères mésozoïques; 2° la variabilité extrême que présentent, à

(1) Cope. The tertiary Marsupialia *Am. Nat.* 1884. — Owen. *Res. on the foss. remains of extinct Mammals of Australia*. London 1877.

l'heure actuelle, les Marsupiaux, dans leur régime, et par suite dans leur dentition.

Nous avons déjà discuté la première hypothèse, à propos des Protothériens, et montré qu'il n'est rien moins que certain que ces derniers furent des Marsupiaux, qu'ils sont au contraire plus voisins des Monotrèmes. Les Mammifères nettement marsupiaux n'apparaissent que dans l'Éocène, c'est-à-dire en même temps que les Placentaires; ils n'ont donc pas précédé ceux-ci. D'ailleurs, à part quelques types de la famille des Didelphyidés, qui est une famille américaine, la seule extra-australienne, les Marsupiaux fossiles sont, comme ceux d'aujourd'hui, localisés dans la région australienne.

Quant au second point, il est bien vrai que les Marsupiaux présentent des régimes presque aussi variés que les Placentaires, tout en présentant une spécialisation moindre que ces derniers. Ainsi les Dasyures rappellent les Carnivores, les Myrmecobiidés et les Sarigues les Insectivores, les Kangurous représentent les Ongulés, et les Phascolomys herbivores, les Rongeurs. On a voulu en conclure qu'il était naturel de voir là un commencement de différenciation, qui, en s'accentuant, aurait donné naissance aux divers ordres de Mammifères. La critique d'une pareille théorie est aisée :

1° Elle n'est en aucune façon démontrée par les découvertes paléontologiques, qui montrent au contraire la différenciation des Placentaires comme antérieure à celle des Marsupiaux ;

2° Il est difficile d'admettre que dans chacune des nombreuses lignées qui des Marsupiaux sont arrivées aux divers ordres de Placentaires, l'évolution progressive, notamment dans le développement, ait suivi un parallélisme tellement complet que le perfectionnement final, si compliqué, ait été partout le même. Il semble plus naturel d'admettre que tous ces ordres de Placentaires dérivent d'une souche commune, dont ils ont hérité le mode si particulier de nutrition embryonnaire.

3° D'ailleurs, tandis que beaucoup d'ordres n'ont aucune affinité avec un type marsupial quelconque, il est presque toujours possible de trouver parmi les formes les moins spécialisées des divers groupes de Placentaires des types présentant des parentés fort nettes avec les types des ordres voisins. Le groupe des Placentaires est donc un groupe relativement homogène, et que tout porte à considérer comme dérivé d'une forme unique.

La similitude de différenciation que montrent les Marsupiaux s'explique facilement par les lois de la convergence organique.

Il est naturel que les Marsupiaux, relégués dans le domaine

australien, se soient partagé les diverses régions à leur portée comme l'ont fait ailleurs et plus complètement les Placentaires. Sous l'influence de cette spécialisation dans le régime s'est produite une différenciation en divers types, qui rend en apparence le groupe des Marsupiaux très hétérogène. Toutefois ils ont gardé un assez grand nombre de caractères communs pour qu'il soit impossible de les diviser en ordres correspondant à ceux des Placentaires.

Squelette.— Le caractère le plus remarquable est la présence des deux os marsupiaux articulés au pubis, près de la symphyse. Ils existent dans les deux sexes, ce qui indique assez nettement que leur rôle n'est nullement, comme on le croit généralement, de soutenir le *marsupium* où les jeunes passent en général les premiers temps de leur vie. Ils existent partout, même dans les types dépourvus de marsupium. Chez le Thylacyne toutefois ils ne sont pas ossifiés. On les a longtemps (Owen, Huxley Flower) considérés comme le résultat de l'ossification d'un ligament. Les recherches de Leche et de Wiedersheim prouvent qu'il n'en est rien.

Les os marsupiaux sont nettement préformés à l'état de cartilage et font corps alors avec le pubis. Ils s'ossifient en même temps que lui, et c'est à ce moment que se produit l'articulation qui est par suite secondairement acquise. Il est aujourd'hui évident que ce sont des *épipubis* correspondant aux pièces décrites sous ce nom chez plusieurs Batraciens et Reptiles.

Il existe presque toujours treize côtes et constamment dix-neuf vertèbres dorso-lombaires, bien que parfois, par la soudure des dernières lombaires au sacrum, le nombre paraisse se réduire.

Dans le *crâne*, les sutures restent très longtemps fort nettes, en particulier les os de la capsule otique, qui restent distincts les uns des autres. Le tympanique, petit, rudimentaire même, ne se soude jamais aux os voisins. Ceci établit une différence nette avec les Monotrèmes, et le crâne des Marsupiaux est bien moins spécialisé dans sa forme que celui des premiers. L'involution de l'angulaire est toujours présente à divers degrés, sauf chez *Tarsipes*. Il reste toujours dans la voûte palatine des perforations plus ou moins larges provenant d'une ossification incomplète.

Le *cerveau* est petit, avec un corps calleux rudimentaire, mais à forte commissure antérieure. Il est lisse chez les petites espèces, mais présente chez les grandes espèces des circonvolutions bien marquées, quoique peu complexes.

Dentition. — La dentition est en général complète, c'est-à-dire comprend les quatre espèces de dents. Elle est d'ailleurs trop variable pour être examinée dans cette caractéristique générale. Un point seulement doit être rapporté soigneusement : c'est le caractère conventionnel qui préside à la détermination des prémolaires. Il n'existe en effet pas de dentition de lait. Une seule dent est soumise au remplacement : c'est celle que l'on considère comme la dernière prémolaire. Sous sa première forme elle présente la disposition des molaires ; à son état définitif elle a la forme des prémolaires. Quelquefois (*Hypsiprymnus*), le remplacement ne se fait qu'après l'apparition de toutes les autres dents; ailleurs (Thylacine) elle reste rudimentaire et disparaît avant la naissance des autres dents. Dans quelques types (*Phascolomys*, *Dasyurus*, *Myrmecobius*) elle n'a pas été observée.

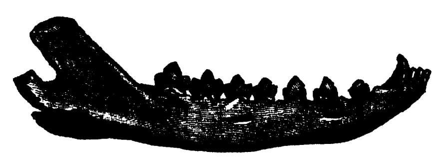


Fig. 489. — Mâchoire inférieure de Thylacine.

Répartition. — Le plus grand nombre des Marsupiaux fossiles présente la même aire de répartition que ceux qui vivent encore actuellement (Australie, Nouvelle-Guinée, île de Van-Diemen). Seule la famille des Didelphyidés a des représentants fossiles dans les couches tertiaires d'Europe et d'Amérique.

Classification. — Owen divise le Marsupiaux en deux ordres : les POLYPROTODONTES qui ont de nombreuses incisives, et les DIPROTODONTES qui ont une incisive en bas de chaque côté.

1er Ordre. — POLYPROTODONTES.

Incisives nombreuses $\frac{4\text{-}6}{3\text{-}5}$; *petites, presque égales ; canines bien développées ; prémolaires de structure simple; molaires trituberculaires, à tubercules pointus. — Régime carnivore ou insectivore.*

1re FAMILLE. — DIDELPHYIDÉS.

$\frac{5.1.5\text{-}3.4}{4.1.5\text{-}3.4}$. Molaires supérieures trituberculaires; les inférieures également, mais munies en outre d'un talon bi- ou tri-cuspidé. Cinq doigts distincts ; pouces postérieurs opposables.

Cette famille, aujourd'hui exclusivement américaine, seule de toutes les familles des Marsupiaux, est aussi celle qui, au point de vue paléontologique, a donné les représentants les plus nombreux et les plus répandus géographiquement.

En 1812, Cuvier découvrit dans le gypse de Montmartre une mâchoire de Mammifère, qu'il trouva très semblable à celle des Sarigues, et il en conclut, en vertu du principe des connexions, que le bassin devait porter des os marsupiaux, conclusion qui fut vérifiée quand le bassin fut exhumé. C'était le premier représentant connu du genre *Peratherium* Aymard, proche parent de *Didelphys*, dont il diffère seulement par la prédominance de la dernière prémolaire sur les autres et par la grosseur plus forte en arrière des molaires inférieures.

On en connaît aujourd'hui environ trente espèces, provenant des phosphorites du Quercy, du gypse parisien, des lignites de la Débruge, de l'Oligocène de Ronzon près le Puy, de l'Oligocène anglais, du calcaire miocène de la Limagne. Le même genre se retrouve en Amérique, dans l'Oligocène et le Miocène du Colorado.

C'est à cette famille qu'il faut rattacher un certain nombre des types trouvés par Ameghino en Patagonie : *Microbiotherium*, *Stilotherium* Am. de l'Éocène, *Eodidelphys*, *Prodidelphys*, *Hadrorhynchus* Am. de la faune de Santa-Cruz (Oligocène). Les dents décrites par Marsh sous les noms de *Didelphops*, *Cimolestes*, *Telacodon*, sont aussi très vraisemblablement des dents de Didelphyidés de la craie de Laramie. Les genres actuels, *Didelphys* L., *Chironectes* Ill., se retrouvent à l'état fossile dans le Quaternaire du Brésil.

2e FAMILLE. — DASYURIDÉS.

$\frac{4}{3}$ incisives. Cinq doigts en avant, quatre en arrière, le pouce étant rudimentaire.

Les genres actuels, tous australiens, existent à l'état fossile dans le Quaternaire d'Australie : *Dasyurus*, *Sarcophilus*, *Thylacinus*. Mais Ameghino a trouvé, dans l'Oligocène de Patagonie, des genres très voisins de *Thylacinus*, les *Hathylacinus*, *Prothylacinus*, *Protoproviverra*. Ce doit être d'ailleurs une famille fort primitive, car *Myrmecobius*, qui en fait partie, est considéré à juste titre comme un descendant direct des Protothériens mésozoïques, et notamment d'*Amphilestes*. D'après Ameghino, cette famille aurait une origine sud-américaine et dériverait des *Microbiotherium* et genres voisins, de la famille précédente.

3e FAMILLE. — PÉRAMÉLIDÉS.

$\frac{4-5}{3}$ I. On ne retrouve que les genres actuels, fossiles dans le Quaternaire d'Australie. La structure particulière de leurs mo-

laire postérieures, qui est très semblable à celle qu'on retrouve chez la plupart des Diprotodontes, fait de cette famille un trait d'union entre les deux ordres.

Le quatrième et le cinquième doigts sont beaucoup plus grands que les autres. Le pouce est nul ou rudimentaire; le second et le troisième doigts sont très grêles et réunis dans la même enveloppe charnue.

2e Ordre. — DIPROTODONTES.

Jamais plus de trois incisives à chaque mâchoire; généralement $\frac{3}{1}$. *quelquefois* $\frac{1}{1}$.

La première incisive supérieure est toujours beaucoup plus développée, proclive et opposée à l'incisive inférieure. Généralement pas de canine; elle peut cependant exister à la mâchoire supérieure; molaires avec des tubercules ou des crêtes transversales.

On ne connaît de Diprotodontes fossiles que dans le Quaternaire d'Australie.

Les trois familles actuelles y sont représentées soit par des genres encore vivants, soit par des genres voisins.

1° PHASCOLOMYIDÉS $\frac{1\,0.1.4}{1\,0.1.4}$. — Dents à pulpe persistante et à racine non fermée; incisives de Rongeurs, couvertes d'émail seulement en avant; pas de canines; molaires avec deux crêtes transversales. — 5 doigts égaux en avant, mais en arrière pouce imparfait, et les trois doigts médians partiellement unis dans le même tégument. *Phascolomys*, *Phascolonus*.

2° PHALANGISTIDÉS $\frac{3\,1\,2\text{-}3\,4}{1\,0\,2\text{-}1.4}$. — Dents à racine fermée; canine supérieure présente, mais petite et caduque; pouce opposable au pied postérieur, deuxième et troisième doigts unis entre eux. *Phalangista*, *Petaurus*.

3° MACROPODIDÉS $\frac{3\,1\text{-}0\,1\text{-}2\,4}{1\,0.1\text{-}2\,4}$. — Dents à racines fermées; pattes postérieures beaucoup plus longues que les antérieures, pieds postérieurs comme ci-dessus : *Macropus*, *Hypsiprymnus*.

Deux autres familles, actuellement tout à fait disparues, se retrouvent dans ces mêmes couches quaternaires d'Australie :

Celle des THYLACOLÉONIDÉS est représentée par le seul genre *Thylacoleo* Owen. C'était un Marsupial carnassier, ou vivant de chair morte, de la taille d'un Lion. On en connaît le crâne tout entier, le bassin, les membres antérieurs et les pieds postérieurs. Sa dentition $\frac{3.1.3.1}{1.0.3.1}$ est surtout remarquable par la structure de la dernière prémolaire, allongée d'avant en arrière, fortement aplatie et terminée par un arête tranchante; elle est tout à fait comparable à la dent de *Plagiaulax* ou d'*Hypsiprymnus*. Les autres prémolaires et les molaires sont petites. Les incisives

antérieures sont longues et pointues. Les arcades zygomatiques sont très écartées avec insertion de muscles puissants (fig. 490).

Enfin, la famille des DIPROTODONTIDÉS renferme les géants du groupe. Elle renferme deux genres : *Nototherium* et *Diprotodon*. La formule dentaire est $\frac{3.0.1.4}{3.0.1.4}$. Les molaires sont rehaussées de

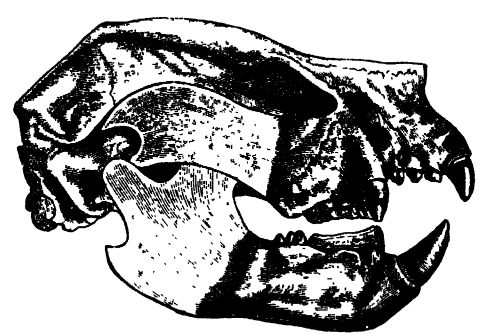


Fig. 490. — *Thylacoleo carnifex* Ow. Quaternaire d'Australie (1/5) (OWEN).

deux crêtes transversales séparées par une large vallée, comme chez les Macropodidés ; les pattes sont lourdes, munies de cinq doigts. *Nototherium* Owen est le moins spécialisé et présente avec *Phascolomys* un certain nombre de caractères communs qui rapprochent les deux familles. Le crâne est large, mais

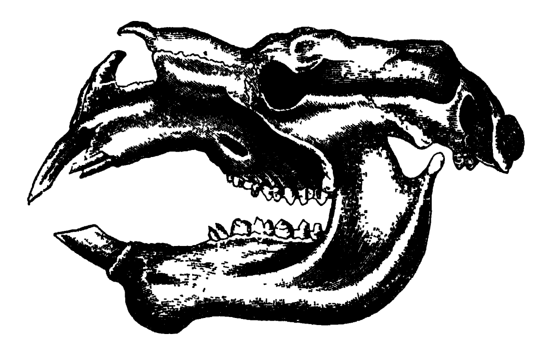


Fig. 491. — *Diprotodon australis* Ow. Quaternaire d'Australie (très réduit) (OWEN).

brusquement rétréci en avant de l'orbite. Les os nasaux, dilatés latéralement, donnent à l'ensemble un aspect bizarre. Les incisives sont coniques et leur racine se ferme de bonne heure.

Diprotodon Owen est un peu plus grand. Le crâne atteint un mètre de long ; les incisives, comme celles des Rongeurs, ont une pulpe persistante, une croissance continue, et sont recou-

vertes d'émail seulement sur leur face antérieure. C'étaient des animaux herbivores (fig. 491).

3e Sous-Classe. — EUTHÉRIENS (*PLACENTAIRES*).

Mammifères pourvus de placenta, dépourvus d'os marsupiaux.

1er Groupe. Sarcothériens.

Mammifères carnivores ou insectivores, dont les molaires sont pourvues de tubercules coniques ou tranchants. La dentition est complète ; toutes les dents sont complètement recouvertes d'émail et à croissance continue. Les doigts se terminent par des phalanges coniques, jamais dilatées, mais au contraire comprimées. Le membre antérieur sert à la fois à la locomotion et à la préhension, sauf dans les Cheiroptères où il est adapté au vol.

Les Sarcothériens forment une longue série assez continue, dont les premiers ordres (Insectivores, Cheiroptères) sont adaptés à un régime insectivore, et les autres (Créodontes, Carnivores, Pinnipèdes) se différencient en vue d'un régime carnassier.

1er Ordre. — INSECTIVORES.

Mammifères de petite taille, à caractères très primitifs. Pieds à 5 doigts, plantigrades, ou à peu près. Les os de l'avant-bras sont toujours nettement séparés, et il en est de même des os du carpe. Arcade zygomatique très faible; dans quelques genres, elle peut même manquer entièrement. Molaires a tubercules aigus. Hémisphères cérébraux entièrement lisses, ne recouvrant pas le cervelet.

Origine. — Les Insectivores apparaissent de très bonne heure ; on les rencontre dans les couches les plus inférieures de l'Éocène (faune cernaysienne, couches de Wyoming), mélangés avec les débris des Créodontes, des Condylarthres et des Protolémuriens. Ils comptent donc parmi les premiers Mammifères apparus, et tout le groupe se fait remarquer par sa faible spécialisation. D'ailleurs, ces formes anciennes ont des caractères si généralisés qu'elles diffèrent à peine des formes contemporaines appartenant aux ordres précités. Il est en général très difficile de distinguer ces formes primitives d'Insectivores des formes primitives des Créodontes et des Lémuriens.

Les Insectivores tiennent d'ailleurs le milieu entre ces deux autres ordres. Ils renferment en effet des formes à molaires tritu-

berculaires qui font le passage aux Créodontes, des formes à molaires presque quadrituberculaires qui passent au contraire aux Lémuriens. Les Ictopsidés ont été d'abord rattachés par Cope aux Créodontes. Le nom du genre *Adapisorex* indique d'autre part assez nettement sa double affinité. Enfin, beaucoup d'Insectivores primitifs et quelques-uns des actuels rappellent les Marsupiaux polyprotodontes, notamment par la voûte palatine incomplètement ossifiée et la canine parfois à 2 racines.

Malheureusement les fossiles sont rares, et généralement mal conservés. La petitesse des Insectivores, la fragilité de leurs os et leur vie errante expliquent suffisamment ces lacunes. On rencontre ces animaux dans toutes les régions tempérées du globe, sauf dans l'Amérique du Sud et l'Océanie. C'est encore, à l'époque actuelle, leur répartition géographique.

Dentition. — La dentition est complète; la formule typique $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ se rencontre dans toutes les espèces anciennes. Les canines se différencient en général très peu des incisives et des prémolaires. Elles ont souvent deux racines, comme cela a lieu chez beaucoup de Marsupiaux. Les dents postérieures (prémolaires et molaires) sont du type sécodonte à tubercules aigus. Mais souvent aussi ces tubercules sont unis par une crête courbée en V ou bien ils sont eux-mêmes comprimés de façon à prendre la forme d'un V, et unis ensemble deux à deux de façon à prendre l'aspect d'un W.

Les molaires supérieures ont le type trituberculaire simple; les molaires inférieures le type quinquetuberculaire, c'est-à-dire constituées par les trois cuspides primitifs, suivis d'un fort talon bicuspidé. La dentition de lait tombe de très bonne heure et est rarement fonctionnelle.

Classification. — Les Insectivores débutent dès l'Éocène inférieur par les deux familles suivantes :

Les ICTOPSIDÉS, propres à l'Amérique, avaient été d'abord placés par Cope dans les Créodontes, près des Hyænodontidés. mais la structure de l'ensemble du crâne rappelle bien davantage celle des Insectivores, notamment dans *Ictops* Leidy, le type le mieux défini, dont le crâne bas, à contour apparent supérieur presque rectiligne, à museau prolongé, rappelle les Musaraignes. La dentition est assez analogue à celle des Hérissons, mais plus simple $\frac{3.1.4.3}{2.1.4.3}$. Les molaires supérieures sont trituberculaires; les inférieures ont deux cuspides et un talon. Elle devient $\frac{2.1.4.3}{?}$ chez *Leptictis* Leidy de l'Oligocène de (White-River (fig. 492).

Les Ictopsidés, qui vont de l'Éocène inférieur (Wind-River) à l'Oligocène (White-River), comprennent 6 genres,

dont 2 douteux. Marsh y rattache 4 autres genres, mais qui ne sont connus que par des dents.

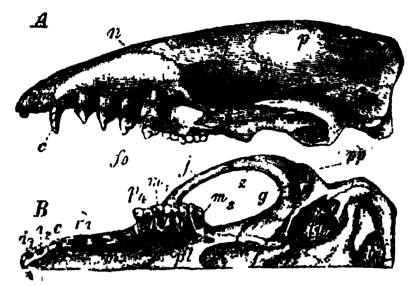


Fig. 492. — *Leptictis Haydeni* Leidy. Oligocène du Nebraska. — A, crâne vu de côté ; B, crâne vu en dessous. — *c*, narines internes ; F, trou occipital ; *f*, frontal ; *fo*, foramen infraorbital ; *g*, cavité glénoïde ; *im*, intermaxillaire ; *j*, jugal ; *mx*, maxillaire ; *n*, nasal ; *p*, pariétal ; *pl*, palatin ; *pp*, apophyse mastoïde ; *t*, temporal ; *ty*, tympan ; *z*, apophyse zygomatique ; i_1, i_2, incisives ; *c*, canine ; $p_1 - p_4$, prémolaires ; $m_1 - m_4$, molaires (Leidy).

Les Adapisoricidés sont du même âge, mais n'existent qu'en Europe. Ils ont été découverts par Lemoine dans les environs de Reims, et ils sont bien caractérisés par leur mandibule longue, sans apophyse coronoïde, à apophyse angulaire très saillante, mais non incurvée en dedans, par leurs incisives inférieures petites, mais proclives, et enfin par leurs molaires presque quadrilatères. *Adapisorex* Lem. de Cernay et *Adapisoriculus* Lem. d'Ay, postérieur au précédent, beaucoup plus petit, mais à molaires plus compliquées.

Les autres familles sont encore représentées aujourd'hui. Les Talpidés remontent à l'Éocène moyen avec le genre américain *Talpavus* Marsh du Wyoming. En Europe, on les trouve dans l'Eocène supérieur (*Amphidozotherium* Filhol, des Phosphorites du Quercy). Le genre *Talpa* L. date du Miocène inférieur, et *T. europæa* se trouve dans le Diluvium européen et le Forest Bed anglais.

Les Érinacéidés sont propres à l'ancien continent. On les trouve depuis l'Éocène supérieur ; *Erinaceus* L. (*Neurogymnurus* Filh.) date du Miocène inférieur (Weisenau, Cournon).

Les Myogalidés ou Desmans débutent dans l'Oligocène, mais prennent leur plein développement dès le Miocène inférieur. C'est là que remonte le genre *Myogale* Cuv.

Les Soricidés (Musaraignes), les plus spécialisés des Insectivores, sont aussi apparus les plus tardivement. Ils sont caractérisés par la réduction de leur dentition $\frac{1\text{-}3.1\ 4\text{-}2.3}{1.0.2.3}$. La première incisive su-

périeure, souvent existant seule, est très développée, crochue, tandis que l'incisive inférieure, toujours unique, est très longue, horizontale, attachée à l'extrémité de la mandibule et souvent dentelée. Pas d'arcade zygomatique. Les Musaraignes sont surtout développées à partir du Miocène et représentées par les genres actuels (*Sorex*, *Crocidura*, *Crossopus*).

2e Ordre. — CHÉIROPTÈRES.

Mammifères insectivores adaptés au vol.

Huxley a depuis longtemps admis l'opinion que les Chéiroptères n'étaient que des Insectivores adaptés au vol. Leur dentition et beaucoup de traits de leur organisation rapprochent en effet ces deux groupes. On avait pu espérer que la Paléontologie nous donnerait des formes de passage. Malheureusement les Chéiroptères apparaissent dans l'Éocène supérieur avec tous les caractères qu'ils offrent actuellement. Les premiers types apparus appartiennent, il est vrai, à d'autres coupes génériques, mais tellement voisines des genres actuels, qu'ils forment avec eux un tout d'une parfaite homogénéité. Les Chéiroptères restent donc un groupe relativement isolé. Ils devaient être déjà distincts dès l'époque crétacée. Mais les données paléontologiques présentent d'immenses lacunes à l'égard de ces petits et délicats Mammifères dont la conservation est extraordinairement difficile. Ils n'existent qu'à l'état tout à fait isolés, notamment dans les dépots éoliens et dans les grottes, où la fossilisation est sujette à plus de difficultés que dans les eaux douces.

C'est des phosphorites du Quercy que viennent le plus grand nombre des espèces fossiles recueillies (*Vespertilio, Rhinolophus*, etc.). Les restes sont d'ailleurs en général si incomplets et si mal conservés que la détermination en est très difficile. Les diverses familles sont d'ailleurs retrouvées dans les régions où elles sont cantonnées actuellement. Toutefois *Necromantis* Weith. (Phosphorites du Quercy) semble assez voisin des Phyllostomidés de l'Amérique du Sud, et d'autres restes de la même localité se rapporteraient, d'après Weithofer, à la famille des Emballonuridés des régions tropicales.

3e Ordre. — CRÉODONTES.

Mammifères carnassiers de l'Éocène et de l'Oligocène, à dentition complète : incisives taillées en biseau, égales entre elles ; canines fortement développées, molaires adaptées au régime carnassier, mais

sans carnassières différenciées. — Pattes plus ou moins plantigrades; scaphoïde et semi-lunaire distincts; astragale s'articulant à la fois avec le cuboïde et le naviculaire (scaphoïde postérieur). Cerveau petit, lisse ou à circonvolutions très peu nombreuses.

Organisation. — Les Créodontes jouent dans l'Éocène et l'Oligocène le rôle dévolu aux Carnivores à l'époque actuelle. Ils coexistent avec eux dans l'Oligocène, mais leur cèdent entièrement la place dès le Miocène inférieur. Ils apparaissent dans le Paléocène, en même temps que les Insectivores, les Protolémuriens et les premiers Ongulés; aussi présentent-ils de nombreux caractères primitifs. Mais ils inclinent déjà fortement vers les Carnassiers, avec lesquels Cuvier les avait confondus. La ressemblance s'accentue d'ailleurs à mesure qu'on s'avance dans des couches plus récentes, ce qui permet de considérer les Créodontes comme les ancêtres réels des vrais Carnivores. Les différences essentielles qui séparent les Créodontes des Carnivores sont : l'absence de carnassières, l'exiguïté et l'aspect lisse du cerveau, la disposition primitive du carpe (scaphoïde et semi-lunaire distincts).

La dentition est complète et présente souvent la formule primitive $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Les *incisives* sont taillées en biseau et rapprochées en rang serré sur le devant des mâchoires; les *canines*, très développées comme chez les Carnivores; les *prémolaires* ont leurs tubercules comprimés et tranchants, leur structure étant généralement simple, mais se compliquant d'avant en arrière; la première manque souvent et n'a jamais qu'une racine; les deux suivantes ont deux racines et un tubercule principal unique, souvent renforcé par un tubercule accessoire plus petit; enfin, la quatrième prémolaire appartient au type trituberculaire et prend, en général, l'aspect d'une vraie molaire, mais il n'existe jamais de carnassière différenciée. Les vraies molaires supérieures sont trituberculaires simples, les trois tubercules pouvant être simples et isolés (*Mesonyx*, fig. 493), mais généralement les deux tubercules externes sont réunis par une crête plus ou moins prononcée. Chez les *Proviverridés*, le tubercule interne se comprime en V et s'unit lui aussi aux externes. Dans la même famille s'accuse une tendance au régime carnivore qui s'affirme par l'apparition d'un quatrième tubercule, la dent quadrituberculaire pouvant se compliquer comme chez les Ours par des tubercules accessoires. Quant aux molaires inférieures, elles sont du type trituberculaire tranchant, avec prédominance du tubercule externe antérieur, et du talon généralement tranchant. La forme de ces molaires rappelle celle des Dasyuridés; par suite, *Hyænodon* et

Pterodon furent longtemps rangés par quelques auteurs parmi les Marsupiaux, mais le nombre moins grand des incisives, l'absence d'os marsupiaux, l'angle de la mâchoire inférieure non recourbé en dedans et surtout le mode de remplacement observé sur divers types par Filhol, Gervais, Cope et Schlosser, ont écarté définitivement ce rapprochement morphologique.

Le *crâne* offre des caractères primitifs, mais se rapproche surtout des Carnivores, notamment par la soudure de la capsule otique, et la position transversale du condyle de la mâchoire dont la forme est cylindrique.

Les *pattes* sont relativement courtes, sans clavicules. Elles ont presque toujours 5 doigts; le pied est plantigrade ou semi-plantigrade, mais peut souvent devenir digitigrade.

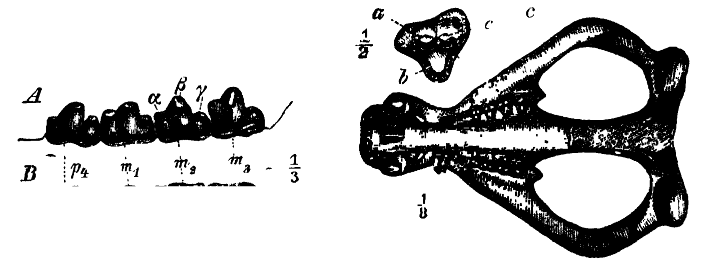


Fig. 493. — *Mesonyx ossifragus* Cope. Puerco. — A, B, molaires inférieures : A, de côté, B, de face. — C, crâne, face inférieure. — D, molaire supérieure de face (Cope).

Le *carpe* offre de remarquables analogies avec le type primitif étudié à propos des Reptiles; il existe un central; les 3 pièces proximales sont distinctes : scaphoïde (radial), semi-lunaire (intermédiaire), pyramidal = cunéiforme (cubital); les 5 carpiens de la rangée distale se réduisent à 4, par soudure des 2 derniers (4 + 5), pour former l'os crochu (unciforme). Au tarse, l'astragale s'articule à la fois avec le cuboïde et le naviculaire (scaphoïde), tandis que chez les Carnivores elle s'articule avec le second seul.

Les phalanges unguéales sont parfois bifides comme chez certains Édentés (*Mesonyx*, *Hyænodon*, *Arctocyon*).

Le *cerveau* est toujours petit et lisse; chez *Arctocyon*, les lobes olfactifs sont sur le même plan que les hémisphères, les tubercules quadrijumeaux sont à découvert. Les hémisphères se développent davantage dans les Créodontes de l'Éocène supérieur (*Hyænodon*, *Cynohyænodon*), et recouvrent les tubercules quadrijumeaux (fig. 494).

Cope est le premier qui ait réuni les Créodontes en un groupe distinct, qu'il réunissait aux *Pantothériens*, aux *Insectivores* et aux *Tillodontes* dans son ordre des *Bunothériens*. Plusieurs auteurs (Lydekker, Flower, Trouessart, Zittel) en font un sous-ordre

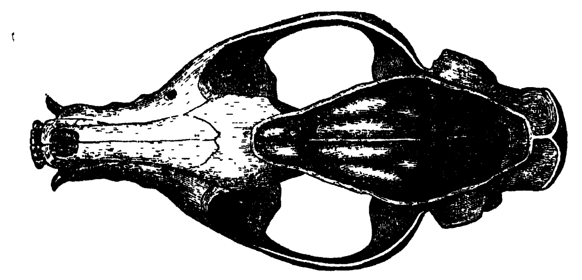


Fig. 494. — Crâne de *Proviverra* (*Cynohænodon*) avec l'encéphale. Phosphorites du Quercy (Filhol).

des Carnivores. Schlosser, dont nous suivons ici l'opinion avec Döderlein, les constitua à l'état d'ordre indépendant.

Classification. — Les types de l'Éocène et de l'Oligocène, en Europe et en Amérique, montrent nettement la phylogénie du groupe, et mettent en évidence la spécialisation dans le sens carnivore : 1° par la modification dans la forme des molaires et des prémolaires; 2° par la réduction de leur nombre; les premières familles ont toutes la dentition complète $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Nous insisterons ici surtout sur les caractères des molaires inférieures.

Les Mioclænidés, localisés dans les couches paléocènes de Puerco (Nouveau Mexique) sont, d'après Cope, les types les plus primitifs. Les molaires ont un talon tricuspide (*Mioclænus* Cope, fig. 493, C).

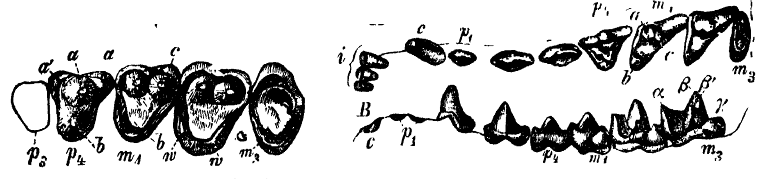


Fig. 495. — Dentition de Créodontes. — A, B, *Cynohyænodon Cayluxi* Filh., Phosphorites. — A, mâchoire supérieure de face; B, mâchoire inférieure de profil (Filhol). — C, *Mioclænus coryphæus* Cope, Puerco. Molaires supérieures (5/6) (Cope).

Le talon devient bas, bicuspide, et à bord tranchant chez les Triisodontidés (*Triisodon* Cope, de Puerco) et les Proviverridés, où il est encore plus aigu. Cette dernière famille est représentée dans les phosphorites du Quercy par *Cynohyænodon* Filh.

(fig. 495, A, B), et en Amérique par *Stypolophus* Cope, sous-genres de *Proviverra* Rüt. *Palæonictis*, Blv. des lignites du Soissonnais, par la réduction du talon et la forme des dents, fait le passage à la famille suivante.

Chez les MÉSONYCHIDÉS, le talon n'a plus qu'un tubercule, comprimé de manière à devenir tranchant; en même temps, le tubercule primitif interne se réduit énormément, laissant la prédominance aux deux externes. *Dissacus* Cope (Puerco, Cernay) a encore les 3 cuspides primitifs isolés et distincts; chez *Pachyæna* Cope et *Mesonyx* Cope, les 2 tubercules antérieurs se placent sur la même ligne que celui du talon (fig. 493); on a ainsi une dent analogue à celle de quelques Pantothériens (*Dicrocynodon*), où les 3 tubercules sont alignés, le médian plus développé. *Pachyæna*, du Wasatch, (3M) pouvait atteindre 2 mètres de

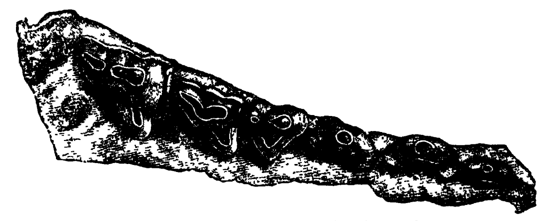


Fig. 496. — *Pterodon dasyuroides* Gerv. Lignites de la Debruge. Mâchoire supérieure vue de face. La 1[re] dent à droite P_1; la dernière à gauche est M_3 rudimentaire.

long. *Mesonyx*, du Bridger, variait de la taille d'un Renard à celle d'un Ours (2M).

La différenciation s'accentue dans le sens carnivore chez les HYÆNODONTIDÉS. Tandis que chez les Mésonychidés les molaires supérieures ont les cuspides externes coniques et distincts, ici les cuspides externes se réunissent en une arête longue et tranchante, tandis que la cuspide interne est presque nulle; P_4 prend la prédominance, et il n'y a plus que 2 molaires : chez *Pterodon* Bv. $\frac{3.1.4.3}{3.1.3(4)3}$ (fig. 493), les molaires sont tranchantes, mais encore épaisses; M_3 est rudimentaire, et les molaires inférieures ont toutes un talon (Montmartre, la Débruge, Phosphorites). *Oxyæna* Cope $\left(\frac{3.1.4.2}{3.1.4.2}\right)$ du Wasatch, accentue la réduction des tubercules internes, qui s'accuse encore chez *Hyænodon* Laizer et Parieu $\left(\frac{3.1.4.2}{3.1.4.3}\right)$, en même temps que le talon devient rudimentaire ou nul. *H. Heberti* Filh., des Phosphorites et de la Débruge, dépassait la taille d'un Loup (fig. 497).

Enfin, chez les MIACIDÉS, nous atteignons tout à fait la dentition des Carnivores vrais. La carnassière se différencie nettement;

les prémolaires sont tranchantes; les molaires, sauf la première inférieure (carnassière), sont tuberculeuses. Le seul caractère qui indique la nature créodonte est la structure du carpe et du tarse. L'articulation plate de l'astragale et la séparation du scaphoïde et du semi-lunaire les rapprochent, en effet, du type primitif.

Miacis Cope, 2 tuberculeuses à la mâchoire inférieure. *Didymictis* Cope, avec une seule tuberculeuse. Éocène de Puerco et de Bridger.

La famille des Arctocyonidés se rattache directement aux

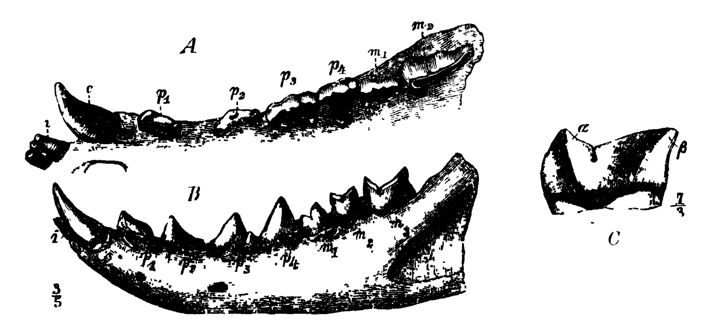


Fig. 497. — A, B, *Hyænodon leptorhynchus* Laiz. et P. Phosphorites du Quercy. — A, mâchoire supérieure vue de face; B, mâchoire inférieure vue de côté. — C, dernière molaire inférieure de *Hyænodon* (Filhol).

Créodontes primitifs, mais est le résultat d'un autre mode d'adaptation, l'adaptation au régime omnivore. Les molaires sont quadrituberculaires, les 4 cuspides sont bas, mousses, avec de nombreux cuspides accessoires, rappelant ce que l'on trouve actuellement chez les Ursidés. Le talon des molaires inférieures est aussi haut que les tubercules du triangle primitif.

Un seul genre : *Arctocyon* Blv. Paléocène de la Fère et de Cernay.

4e Ordre. — CARNIVORES.

Mammifères carnassiers, où une dent ($\underline{P_4}$ et $\overline{M_1}$) se différencie par sa taille considérable et sa forme tranchante.

Pattes plantigrades ou digitigrades. Scaphoïde soudé au semi-lunaire et au central. Astragale articulée seulement au naviculaire.

Cerveau volumineux, présentant des circonvolutions.

Caractères généraux. — Les Carnivores proprement dits dérivent, comme nous l'avons déjà vu, des Créodontes; ils apparaissent dans l'Oligocène, et, après avoir coexisté avec les Créodontes jusqu'à l'Oligocène (Calcaire de Brie, marnes de Ronzon),

ils les remplacent complètement dès le Miocène inférieur. Nous avons vu que la famille des Miacidés de l'Éocène supérieur d'Amérique formait une transition des plus nettes.

Le caractère essentiel des Carnivores est la différenciation de la dernière prémolaire supérieure $\underline{P_4}$ et de la première molaire inférieure $\overline{M_1}$ qui, prenant un développement considérable par rapport aux dents voisines, constituent les *carnassières.*

Les dents qui précèdent la carnassière sont très différenciées dans le sens *sécodonte;* elles sont aiguës et tranchantes; celles qui, au contraire, sont en arrière de la carnassière, ont une couronne large et aplatie, et couverte de tubercules mousses. Ce sont les *tuberculeuses.*

L'étude des carnassières mérite de nous arrêter quelque temps, car leur forme est assez variable et constitue le caractère le plus précis pour la distinction des familles et même des genres. (Fig. 498 à 504.)

La carnassière supérieure appartient au type trigonodonte ou trituberculaire. Les deux cuspides externes sont très développés, comprimés latéralement et réunis par une crête tranchante en une seule lame à deux pointes. Cette lame se prolonge quelquefois en avant par l'adjonction d'un cuspide spécial toujours plus petit et particulier aux Carnivores; l'arête tranchante est alors trilobée. Le tubercule interne est généralement placé en avant; ses dimensions varient notablement suivant les diverses familles; presque rudimentaire dans les types très carnassiers (Félidés, Mustélidés), il se développe beaucoup dans ceux où le régime carnassier est moins nettement affirmé (Viverridés, Procyonidés, Ursidés).

La carnassière inférieure appartient au type tuberculo-sectorial de Cope. En arrière du triangle primitif, se trouve un talon plus ou moins développé. Les deux tubercules externes forment ensemble une crête tranchante bilobée; c'est la portion qui caractérise surtout le régime carnassier. Aussi chez les *Félidés*, c'est la seule partie qui persiste, le talon et le tubercule interne disparaissent complètement; dans les autres types, ces dernières parties sont purement tuberculeuses, et se développent d'autant plus que le régime devient de plus en plus carnivore; chez les *Procyonidés* et les *Ursidés*, elles atteignent la hauteur des deux tubercules externes, qui deviennent moins sécodontes, de sorte que la carnassière devient à peu près entièrement tuberculeuse.

En définitive, on peut résumer par une loi très simple la disposition et la variation des carnassières. Dans les deux carnassières, les tubercules externes des deux premiers lobes représentent la partie plus spécialement carnivore; les tubercules internes, et, à la mâchoire inférieure, le troisième lobe (talon) caractérisent le régime omnivore.

En ce qui concerne les autres dents, il y a toujours $\frac{3}{3}$ incisives, en général relativement peu développées (les prémolaires remplissant leurs fonctions), mais toujours disposées en rang serré et en ligne droite, formant une lame tranchante; les canines sont toujours énormes, dépassant de beaucoup le reste de la mâchoire.

Les prémolaires sont formées de tubercules pointus, en général fortement comprimés latéralement, et accompagnés d'un tubercule interne mousse, plus ou moins développé.

Les molaires proprement dites, ou les tuberculeuses, sont adaptées au régime omnivore, et n'offrent que des tubercules mousses. Elles décroissent d'avant en arrière, et appartiennent en général au type trituberculaire simple; toutefois, chez les espèces les moins carnassières (Ursidés), elles deviennent quadrituberculaires, et la surface de leur couronne se complique par l'adjonction de petits et nombreux tubercules accessoires.

Parmi les autres traits d'organisation, nous insisterons surtout sur ceux qui différencient les Carnivores des types voisins, et notamment des Créodontes.

Le *condyle de la mâchoire* a la forme d'un cylindre transversal ne permettant que les mouvements verticaux de la mandibule. et s'opposant à des mouvements de latéralité trop étendus. Il importe de signaler, à cette place, la présence constante, dans certains groupes, d'un canal osseux, le *canal alisphénoïde*, creusé dans la base du crâne, en avant du temporal et de la cavité glénoïde; sa direction est longitudinale, et il sert au passage de la carotide qui, en cette partie de son trajet, est ainsi recouverte d'une sorte de pont osseux.

Le *cerveau* est grand, les hémisphères allongés, présentant toujours des circonvolutions plus ou moins nombreuses.

Les *phalanges unguéales* sont toujours munies de griffes puissantes, recourbées et pointues; dans quelques types, notamment chez les Félidés, elles sont, au repos, maintenues relevées par un ligament réunissant les deux dernières phalanges, et relevant la phalange unguéale avec la griffe qu'elle porte.

Dans les types les plus primitifs, le membre est plantigrade; mais il devient secondairement digitigrade dans beaucoup de types spécialisés.

Au membre antérieur, le scaphoïde, le semi-lunaire et le central sont constamment soudés en un os unique, le *scaphoïdo-semi-lunaire*.

Aux pieds postérieurs, l'astragale s'articule uniquement avec le naviculaire, et ne touche plus le cuboïde, comme il le faisait chez les Créodontes.

Le fémur n'a pas de troisième trochanter. La clavicule manque ou est rudimentaire.

Classification. — On a essayé de diviser les Carnivores en sous-ordres caractérisés soit par la disposition des orifices de la base du crâne, soit par la structure du pied (plantigrade ou digitigrade). Mais ces divisions, qui peuvent à la rigueur s'appliquer aux Carnivores vivants, sont jusqu'à un certain point artificielles, te n'ont plus aucune importance quand on consi-

dère simultanément les fossiles et les espèces actuelles, qui passent les unes aux autres par des modifications insensibles.

L'homogénéité de l'ordre est telle qu'il faut tout de suite arriver à la division en familles. On s'accorde assez généralement à reconnaître l'existence de sept familles, qui sont toutes représentées encore à notre époque. Ces familles, aujourd'hui très nettement distinctes, se rattachent intimement les unes aux autres par leurs représentants les plus anciens.

Les VIVERRIDÉS constituent le type le plus généralisé; ils apparaissent des premiers, et peuvent être considérés comme contenant les formes originelles du groupe. Dès la période oligocène, les MUSTÉLIDÉS, les CANIDÉS et les FÉLIDÉS étaient déjà représentés; mais ces formes primitives étaient tellement semblables aux Viverridés contemporains, qu'il est souvent difficile de les en distinguer ; ces trois familles dérivent donc nettement des Viverridés. Quant aux URSIDÉS et aux PROCYONIDÉS, ils ont, comme nous le verrons, de grandes affinités avec les Canidés, et il en est de même des HYÆNIDÉS avec les Félidés : la phylogénie des Carnivores est donc relativement facile à établir.

1re FAMILLE. — VIVERRIDÉS.

Les *Viverridés* sont des Carnivores de taille relativement petite, qui, dans leur structure générale et dans leur dentition, présentent de nombreux caractères primitifs. Ils sont généralement plantigrades, et possèdent 5 doigts aux 4 membres ; mais le premier doigt est toujours plus court que les autres, disparaît même parfois, indiquant une tendance à la réduction qui se manifestera davantage dans les autres familles.

La formule dentaire générale, $\frac{3.1.4(3).2}{3.1.4(3).2}$, est remarquable par la réduction du nombre des molaires, qui indique déjà un certain degré de spécialisation, qui s'accentue même dans certains genres. La carnassière est parfaitement développée, et présente un type généralisé ; on y retrouve sans réduction tous les tubercules typiques, le talon de la carnassière inférieure volumineux.

Les Viverridés sont spéciaux à l'ancien continent. On les rencontre depuis l'Oligocène jusqu'à l'époque actuelle.

Cynodictis Brav. et Pom. est un de ces genres à position douteuse, qui pour les uns appartient aux Canidés, pour les autres, aux Mustélidés. La formule est : $\frac{3.1.4.2.}{3.1.4.3.}$. Mais la molaire inférieure supplémentaire disparaît dans plusieurs races d'espèces différentes, de façon à donner la formule générale. Les carnas-

sières sont relativement petites ; *C. compressidens* Filh. Phosphorites du Quercy.

Le genre type *Viverra* L. où P_3 n'a pas de tubercule interne, et où les tubercules des Carnassières sont pointus et tranchants, a les molaires supérieures très élargies ; il commence dans l'Éocène supérieure : *V. angustidens* Filh. Phosphorites.



Fig. 498. — Molaires de Viverridés. — A, *Herpestes*, molaire supérieure, face externe (5/2). — B, *Viverra*, molaire intérieure, face interne (2/1). — C, mâchoire supérieure d'*Ictitherium robustum* Nordm. Pikermi (Gaudry).

Herpestes Ill., dont les molaires supérieures sont au contraire très allongées et étroites, se trouve déjà aussi dans les marnes de Ronzon (Filhol). Ce sont les Mangoustes actuelles ou Ichneumons de l'Inde.

Ictitherium Wagn. fait le passage des Civettes aux Hyènes, comme l'a montré Gaudry. Les prémolaires tranchantes, et les carnassières deviennent plus volumineuses. Tandis que *I. Orbignyi* Gaud. a deux tuberculeuses supérieures égales comme chez les Civettes, on voit la dernière molaire se réduire progressivement dans *I. robustum* Nordm. et surtout *I. hipparionum* Gerv., annonçant ainsi sa disparition qui est complète chez les Hyènes.

2e FAMILLE. — MUSTÉLIDÉS.

Famille très voisine de la précédente, surtout pour les formes les plus anciennes. Le caractère le plus net des Mustélidés typiques est la réduction plus grande du nombre des molaires $\frac{3.1.4\text{-}3\ (2)}{3.1.4\text{-}3.2}$.

La carnassière s'affirme dans un sens plus carnivore ; elle est mieux développée que chez les Viverridés, et ses tubercules externes deviennent plus tranchants. Par contre, la portion omnivore indique déjà une tendance à la régression ; il est d'ailleurs difficile d'indiquer un caractère général, car elle varie beaucoup suivant les genres.

Les Mustélidés se rattachent nettement aux Viverridés par les formes oligocènes qu'il est difficile de classer avec précision.

Plesiocyon Schloss. avec ses $\frac{2}{3}$ M. peut être considéré comme

le plus voisin du type ancestral de tout le groupe. Phosphorites du Quercy.

Les autres types divergent pour se rattacher plus étroitement aux sous-familles actuelles : Fouines, Blaireaux, Loutres.

Aux *Loutres* se rattachent *Plesictis* Pomel, dont la carnassière inférieure a un petit tubercule interne et un talon bas et creux. Il ne diffère des *Mustela* vrais que par la présence de deux crêtes temporales, qui chez *Mustela* se fusionnent en une seule crête sagittale. *Mustela* L. n'apparaît que dans le Miocène (Saint-Gérand le Puy, Sansan, Pikermi).

Palæogale H. v. Meyer, plus nettement sécodonte, dont la carnassière inférieure a un talon tranchant, et n'a pas de tubercule interne, se rattache davantage au Putois.

D'autres genres voisins, *Palæoprionodon*, *Stenoplesictis* Schl., à carnassière plus carnivore encore, peuvent être considérés comme marquant l'origine des Félidés, et plus spécialement des Nimravinés.

D'autres genres au contraire, partant des Viverridés, conduisent aux Blaireaux et aux Loutres.

Les Loutres débutent dans le Miocène inférieur par des espèces plus généralisées, plus rapprochées des Viverridés, possédant derrière la première molaire supérieure, qui seule existe chez les Loutres actuelles, une deuxième molaire rudimentaire. On les a réunies dans le genre *Potamotherium* Geoff.

Les Loutres vraies sont caractérisées par la constriction du crâne au niveau des orbites; elles n'ont qu'une molaire supérieure, presque carrée et au moins aussi grande que la carnassière qui la précède ; celle-ci a un tubercule interne grand, comprimé et recourbé en forme de croissant.

Les Loutres vraies ont $\frac{4}{3}$ prémolaires, mais dans un petit groupe représenté par plusieurs espèces fossiles, et même actuelles, la première prémolaire supérieure disparaît (*L. Campanii*, Mioc. moy. d'Italie), et parfois même la seconde (*L. sivalensis* du Pliocène de l'Inde). On en a fait le genre *Enhydriodon*.

3e FAMILLE. — FÉLIDÉS.

Les *Félidés* sont les Carnivores les plus hautement spécialisés; leur dentition n'a plus aucun caractère omnivore. Ils sont caractérisés par la réduction dans le nombre des molaires $\frac{3.1.4\text{-}2.1}{3.1.4\text{-}1.2\text{-}1}$, surtout pour les tuberculeuses, par le développement énorme des canines et des carnassières. Celles-ci sont complètement tranchantes; les tubercules internes ont disparu, ainsi que le talon de la carnassière inférieure.

Les prémolaires tranchantes peuvent être conservées; elles sont toujours comprimées, mais leur nombre subit aussi une réduction, et, au maximum de spécialisation, il n'en reste plus qu'une fonctionnelle avec la carnassière (fig. 499).

Cette réduction des dents est en rapport avec un raccourcissement de la mâchoire et de tout le crâne. Le bras de levier de la résistance diminue donc, donnant plus de puissance aux muscles masticateurs. Ceux-ci deviennent énormes; sur la mandibule se creusent de grandes dépressions augmentant leur surface d'insertion, pendant que l'arcade zygomatique s'écarte du crâne, laissant plus de place au muscle temporal et permettant une plus large surface d'insertion au masséter. Le crâne devint de la sorte presque aussi long que large, disposition très caractéristique des Félidés. Les Félidés actuels sont tous digitigrades, et possèdent 5 doigts en avant et 4 en arrière ; mais ils se rattachent aux Mustélidés et par eux aux Viverridés par des types presque plantigrades.

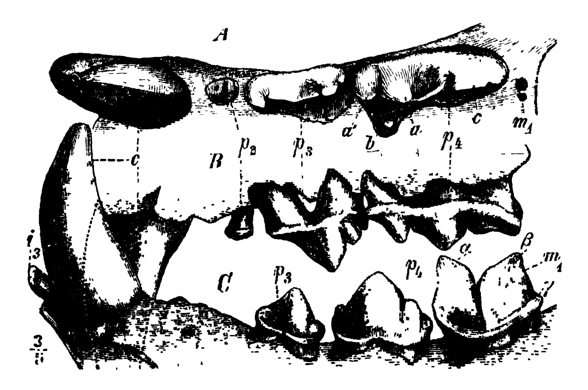


Fig. 499. — *Felis spelæa* Goldf. Quaternaire. — A, B, mâchoire supérieure ; A, vue de face ; B, face externe ; C, mâchoire inférieure, face externe.

1. Cryptoproctinés. — Ces types primitifs sont les *Cryptoproctinés*, que plusieurs auteurs réunissent aux Viverridés, et qui sont représentés de nos jours par une espèce de Madagascar. *Cryptoprocta ferox*. — Ils ont un pied subplantigrade, pentadactyle ; et la dentition $\frac{3.1.4\text{-}3.1}{3.1.4\text{-}3.2\text{-}1}$ est déjà analogue à celle des Chats, mais plus compliquée.

Prælurus Filh. est le type le plus généralisé : $\frac{3.1.4\,1}{3.1.4\,2}$. De plus la carnassière inférieure présente le rudiment d'un talon, indiquant une origine viverrienne ou mustélienne.

Dans *Ælurogale* Filh. et *Pseudælurus* Filh., des Phosphorites du Quercy, les dents surajoutées à la formule des *Felis* sont très

réduites, et tendent à disparaître ; elles sont d'ailleurs sujettes à de grandes variations : *Æ. mutata* a la même dentition que *Felis*.

Dinictis Leidy représente le groupe en Amérique, où il est un des premiers Carnivores apparus ; il n'y existe en effet pas de Viverridés, et les Mustélidés n'y sont connus qu'au Pliocène supérieur.

2. Nimravinés. — A cette série fait suite immédiatement une seconde, bien plus rapprochée des Félins, les *Nimravinés ;* ils sont digitigrades, et se distinguent surtout des Félins par la disposition des trous de la base du crâne ; le trou condylien antérieur et le canal carotidien sont absolument séparés du trou déchiré postérieur, au lieu d'être logés dans une même cavité. De plus, il existe un canal alisphénoïdal. Au niveau de la symphyse du maxillaire, se trouve un angle accusé, quelquefois

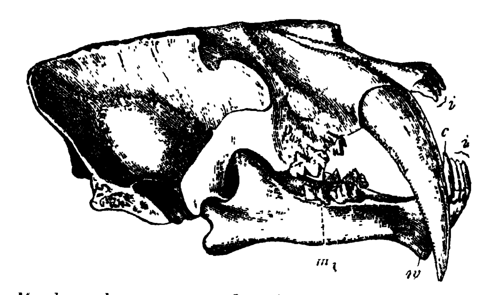


Fig. 500. — *Machærodus neogæus* Lund. Pampéen de la Rép. Argentine.

même un prolongement, sur le bord inférieur de la mandibule. (Fig. 500, *a*). La canine supérieure prend un développement énorme ; elle est fortement comprimée en forme de sabre ou de poignard, dentée sur le côté, et fait saillie comme une défense dirigée vers le bas. La carnassière inférieure présente encore un talon.

Ils sont surtout nombreux dans les couches oligocènes et miocènes de l'Amérique du Nord, et semblent descendre des *Dinictis* de la même contrée, où on observe une indication de l'apophyse symphysienne. *Pogonodon* Cype ; *Hoplophoneus* Cope, de White-River).

Les Nimravinés sont peut-être représentés en Europe par *Eusmilus bidentatus* Filh. des Phosphorites du Quercy, type très spécialisé et presque aberrant. Sa formule, $\frac{?}{2.1\,1.1}$, est remarquable par son extrême réduction, qui porte même sur les incisives. L'apparition de ce type spécialisé à une époque si reculée mérite d'être particulièrement signalée.

Le genre *Machærodus* Kaup (fig. 500), fait le passage aux Félins. Ses canines supérieures l'emportaient encore sur celles des genres précédents, dont il peut être considéré comme le descendant. L'organisation est d'ailleurs la même, mais la carnassière inférieure n'a plus de talon. C'est un genre pliocène et postpliocène, dont la zone de répartition s'étendait à l'Europe, à l'Inde, au Brésil et à l'Amérique du Nord. *M. cultridens* Cuv., Pliocène d'Europe.

3. FÉLINÉS. — Les *Félins* apparaissent dans le Miocène moyen de France, et le Miocène supérieur américain. Leur formule, très réduite, est $\frac{3.1\ 3.1}{3.1.2.1}$. La plupart des espèces actuelles sont représentées dans le Diluvium des pays où elles habitent actuellement, *F. spelæa* Goldf., qui habitait l'Europe, n'est pas spécifiquement distinct du Lion africain (fig. 499).

4° FAMILLE. — HYÆNIDÉS.

La dentition des Hyænidés $\frac{3\ 1.4\ 1}{3.1.4\text{-}3.1}$ est presque aussi réduite que celles des Félidés. Les carnassières sont de même presque aussi spécialisées que dans la famille précédente; les tubercules

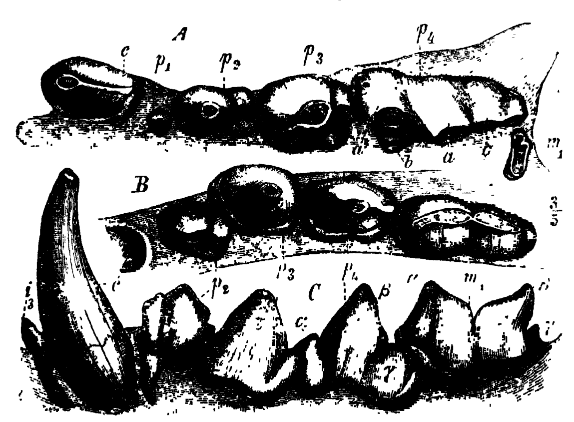


Fig. 501. — *Hyæna spelæa* Goldf. Quaternaire. — A, mâchoire supérieure; B, C, mâchoire inférieure.

internes sont rudimentaires ou manquent complètement; le talon est très petit. Mais le pied est digitigrade et muni d'ongles énormes propres à fouir. Les Hyænidés, propres à l'ancien monde, n'ont apparu qu'au moment du Miocène supérieur. Ils descendent du genre de Viverridés *Ictitherium*. *Hyænictis* Gaudry, de Pikermi, forme le passage. La tuberculeuse est bien développée à la mâchoire supérieure, tandis qu'à l'inférieure une dent rudimentaire existe encore en arrière de la carnassière. Formule : $\frac{3.1\ 4\ 1}{3.1.4.2}$.

Les Hyènes ont une tuberculeuse supérieure plus petite, et la carnassière inférieure est la seule molaire persistante. *H. spelæa* du Quaternaire paraît être une simple race d'*H. crocuta*, vivant actuellement au sud du Sahara. *H. brevirostris* Aym., du Pliocène supérieur de Sainzelles près le Puy, est la plus grande espèce que l'on connaisse : elle atteignait les dimensions d'un Lion de grande taille. Ce fait est évidemment en relation avec la présence dans la même région d'Herbivores gigantesques comme les Mastodontes, *Elephas meridionalis*, des Hippopotames, etc. (Boule).

Une série indépendante de la précédente dérive au Miocène supérieur directement d'Ictitherium par *Hyæna chæritis* Gaud., et par *H. arvernensis* du Pliocène se relie à *H. striata* et *H. fusca* de l'époque actuelle (Gaudry et Boule).

5e FAMILLE. — PROCYONIDÉS.

Les *Procyonidés*, qui habitent actuellement l'Inde et l'Amérique, sont peu intéressants au point de vue paléontologique. Ils dérivent directement des Viverridés, et commencent à être distincts seulement à partir du Quaternaire.

6e FAMILLE. — CANIDÉS.

Avec les *Canidés* nous arrivons à une branche nouvelle apparentée encore aux Viverridés, mais se spécialisant dans un sens tout différent des groupes précédents. Le caractère carnassier va en s'affaiblissant, tandis que se développe l'importance du régime omnivore. A ce rameau se rattachent les Canidés et les Ursidés.

Les Canidés ont apparu dès le commencement de l'Oligocène, et leurs premiers représentants sont extrêmement voisins des premiers Viverridés. Ils ont même certains caractères plus primitifs encore, et ce sont les seuls Carnivores où se retrouve la formule primitive $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Ils dérivent soit directement des Créodontes, soit d'une souche identique à celle qui a donné les Viverridés. L'évolution des Canidés est caractérisée par le développement de la carnassière, qui est accentuée plutôt dans le sens carnivore, par régression du talon et des tubercules internes; les prémolaires, qui restent nombreuses, sont tranchantes, mais assez petites; les tuberculeuses ne se développent pas moins, et il en existe au moins une bien développée à chaque mâchoire. Les Canidés sont donc mitoyens entre les deux régimes carnivore et omnivore.

Par leurs pattes digitigrades, les Canidés actuels se spéciali-

sent plus que les Viverridés; mais les premiers représentants sont assez nettement plantigrades. Ils apparaissent dès les premiers temps de l'Oligocène, aussi bien en Europe qu'en Amérique.

C'est aux *Cynodictis* qu'il faut rattacher les Canidés les plus anciens. Tel est *Cynodon* Aym., qui a les dents d'un Chien, sauf la carnassière inférieure qui est tout à fait viverrienne; mais ces types primitifs sont encore peu caractérisés et servent à rattacher cette famille aux Ursidés.

Par exemple, *Amphicyon* Lartet (Aquitanien), qui a une for-



Fig. 502. — *Amphicyon Hartshorni* Cope, Oligocène (White-River). — Mâchoire supérieure de face (Cope).

mule identique à la formule primordiale $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3(4)}$, à la dentition des Chiens, ou moins en ce qui concerne la forme des dents; toutefois les prémolaires sont moins développées et moins tranchantes et les tuberculeuses occupent une étendue bien plus grande que les tranchantes; de plus, il est absolument plantigrade; ce dernier caractère indique nettement la parenté avec

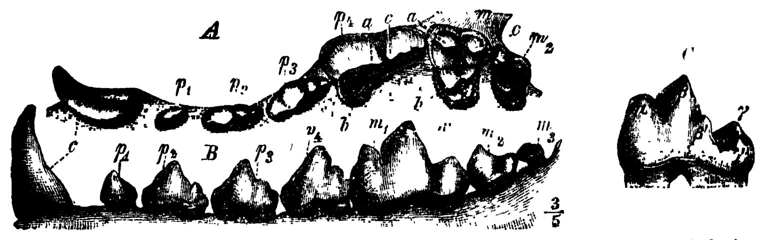


Fig. 503. — *Canis lupus* L. actuel. — A, mâchoire supérieure; B, mâchoire inférieure; C, molaire inférieure (Gaudry).

les Ours, que faisaient déjà voir les dispositions tirées des dents (fig. 502).

Le genre *Canis* L. apparaît au Pliocène moyen (Perpignan), et est dès l'origine répandu sur toute la terre. Il est rattaché aux précédents par une foule de genres intermédiaires, *Pseudocyon*, etc. La formule est $\frac{3.1.4.2}{3.1.4.3}$. Dès le Pliocène, le genre *Canis* était subdivisé en section correspondant aux grandes espèces si distinctes à l'époque actuelles, les Chiens, les Loups, les Chacals et les Renards. *C. megamastoides* Pom. (Pliocène de Perrier), peut être considéré comme un ancêtre de *C. vulpes*, et paraît descendre

lui-même de *Galecynus œningensis* Ow., plus voisin de *Cynodictis*, et par suite des Viverridés. Ainsi s'établit une première série phylétique qui présente, avec les Viverridés, un ancêtre commun direct, *Cynodictis*. Cette série comprend en outre, comme forme terminale, les Chacals, représentés dans le Pliocène de Neschers (Puy-de-Dôme) par *C. neschersensis* Blainv. Quelques zoologistes pensent qu'il est nécessaire de séparer les Renards et les Chacals des Chiens et des Loups, sous la dénomination générique de *Vulpes*. La paléontologie n'infirme pas cette manière de voir.

Une seconde série, celle des Canidés proprement dits, a pour origine *Amphicyon*, qui est aussi l'ancêtre des Ursidés. Elle donne naissance dans le Pliocène à *C. etruscus* Fors. Maj., assez semblable au Loup de nos contrées, à *C. avus* Aym., ancêtre du *Cuon*, et à un véritable Chien non dénommé, trouvé dans les environs du Puy. Les Chiens actuels ne sont donc pas des Loups domestiqués, comme on le dit quelquefois (Boule).

Les Canidés quoique formant une famille très naturelle, ont donc une origine diphylétique, mais les deux branches qui la composent ont évolué parallèlement et sont restées très voisines, tandis que les branches collatérales des Viverridés et des Ursidés se sont écartées de plus en plus l'une de l'autre.

7e FAMILLE. — URSIDÉS.

La famille des *Ursidés* représente le stade le plus spécialisé dans le sens omnivore. Les prémolaires se sont considérablement réduites, tandis que les tuberculeuses ont pris un énorme développement, deviennent quadrituberculaires, et s'accroissent encore par l'adjonction de lobes nouveaux en arrière des premiers. Les tubercules principaux se couvrent de tubercules accessoires qui masquent plus ou moins la topographie de la dent. Dans les carnassières le caractère sécodonte a complètement disparu ; les trois tubercules de la carnassière supérieure sont égaux et coniques ; en bas, le talon s'est développé et dépasse de beaucoup en surface la partie antérieure de la dent, dont les tubercules sont beaucoup moins tranchants que dans les autres Carnivores.

Il est évident que ces caractères ne se sont pas réalisés tout d'un coup, et nous trouvons des formes de passage qui permettent d'établir la filiation à partir des Canidés et d'une manière plus précise, à partir du groupe des *Amphicyon*. Tels sont *Hyænarctos* Falc. et Cautl., où les tuberculeuses sont tantôt triangulaires, comme chez les Chiens, tantôt carrées et quadrituber-

culaires. Miocène sup. et Pliocène inf. de l'Inde (*H. sivalensis* F. et C., etc.).

Arctotherium Gervais, du Pliocène d'Amérique, nous montre l'accroissement progessif des arrière-molaires qui conservent cependant leurs tubercules simples.

Dans *Æluropus*, actuellement vivant au Thibet, apparaissent faiblement encore les tubercules accessoires ; ils sont à leur maximum de complication chez *Ursus*, qui apparaît dans le Pliocène supérieur d'Europe et de l'Inde. Les espèces de ce dernier genre sont nombreuses, les actuelles se trouvent à partir du Quaternaire ; *U. arctos*, en Europe ; *U. horribilis*, le Grizzly américain. En Europe on trouve avec une abondance extrême les restes d'une

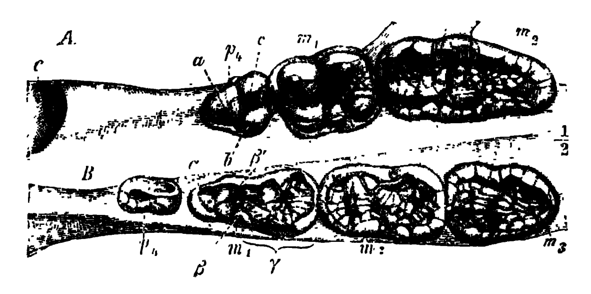


Fig. 504. — *Ursus spelæus* Rosenm., quaternaire. — A, molaires supérieures ; B, molaires inférieures.

espèce éteinte, *U. spelæus* Rosenm, caractérisé par le grand nombre des tubercules accessoires de ses molaires. C'est dans cette espèce que le type Ours est le mieux caractérisé : il est plus omnivore, en effet, que les Ours actuels.

5e Ordre. — PINNIPÈDES.

Carnivores adaptés à la vie aquatique, et remarquables surtout par la forme des membres transformés en nageoires et susceptibles de peu de mouvements.

Les restes de fossiles appartenant à cet ordre sont peu abondants, et se rapportent à des formes tout à fait analogues aux genres actuels, pouvant même souvent rentrer dans ceux-ci. Aucun d'eux ne peut remplir l'hiatus qui sépare les formes terrestres de ces formes marines. On en rencontre dès le Miocène (Forest-bed de Norfolk), mais ils sont surtout abondants dans le Pliocène d'Anvers et d'Angleterre (*Phoca, Trichechus* et genres voisins). Les Otaries ne se rencontrent à l'état fossile que

dans le Pleistocène de la Nouvelle-Zélande et de l'Amérique méridionale.

2e *Groupe. — Aganodontes.*

Placentaires pourvus *en général* de 5 doigts armés de griffes (quand les pattes sont connues). Une partie des incisives prend une prépondérance marquée. Les Aganodontes se disposent suivant une série dont les premiers termes sont encore très voisins des Insectivores, et dont les derniers sont nettement adaptés pour ronger les aliments durs.

Dans cette série, une partie des incisives tendent à devenir très longues, à croissance continue, *pourvues d'émail seulement à la face antérieure ;* les autres se réduisent ou avortent. Les canines tendent à se réduire et avortent chez les Rongeurs. Les molaires tendent à devenir de moins en moins nombreuses ; primitivement bunodontes, elles deviennent ensuite lophodontes.

6e Ordre. — TILLODONTES.

Placentaires faiblement spécialisés, où une incisive est à croissance continue et se développe beaucoup. Canines présentes. Molaires supérieures trigonodontes ; molaires inférieures lophodontes 5 doigts.

Les Tillodontes constituent un groupe limité presque exclusivement aux couches éocènes de l'Amérique du Nord, et remarquable par sa très faible spécialisation. Ces animaux sont encore très voisins de la souche commune, indifférenciée, d'où ont dû sortir séparément les Insectivores, les Carnivores, les Édentés, les Primates et les Ongulés. Ils ont en effet des rapports avec les formes primitives de tous ces groupes, et l'on peut dire qu'ils se séparent de chacun d'eux surtout par des caractères négatifs, portant sur l'absence des particularités adaptatives qui les définissent.

Ce qui précède s'applique principalement aux formes inférieures du groupe (*Esthonychidés*). Les autres en effet constituent une série où s'accentue le processus qui a dû donner naissance aux Rongeurs, qui peut-être sont issus eux-mêmes de ces Tillodontes.

Les Tillodontes ont, comme tous les Mammifères inférieurs, le cerveau petit et lisse, la dentition complète. En commun avec les Insectivores et les Créodontes, ils ont en général un troisième trochanter au fémur et un foramen à l'humérus. Le con-

dyle de la mâchoire est transversal, et la cavité glénoïde est fermée en arrière par une apophyse ; le scaphoïde et le semi-lunaire sont distincts, les doigts pourvus de griffes. Pour ces raisons, Cope, mettant en évidence les affinités des trois groupes en question, les réunissait dans l'ordre des *Bunothériens*, Carnivores primitifs, caractérisés en outre par la forme des molaires pourvues de tubercules.

La clavicule existe, comme chez la plupart des Insectivores et des Édentés, ce qui différencie des Créodontes et des Ongulés.

L'étude de la dentition permet de définir les familles de Tillodontes, et met de plus en évidence leur affinités avec les ordres de Mammifères autres que les précédents.

Les Esthonychidés, dont le type, *Esthonyx* Cope provient du Wasatch et du Bridger, sont les formes les plus généralisées et les plus voisines des Insectivores. Formule : $\frac{3.1.3.3}{3.1.3.3}$. En avant 3 incisives dont la seconde est plus développée, à pulpe persistante ; $\underline{I_2}$ est conique, et couverte d'émail sur toute son étendue ; $\overline{I_2}$ ne porte d'émail qu'à sa face antérieure. Nous voyons ici apparaître pour la première fois un caractère qui deviendra constant chez les Rongeurs ; la réduction de I_1 et de I_3 est aussi un acheminement vers ce groupe, et nous verrons ce double processus s'accentuer dans les familles suivantes. Les canines sont bien développées.

Les molaires supérieures sont *triconodontes* souvent avec un talon. Les molaires inférieures sont trituberculaires. Elles sont donc d'un type très primitif, et par là se rattachent aux formes inférieures des Primates et des Ongulés. Elles sont encore couvertes d'émail.

Les Tillothériidés, représentés par *Tillotherium* Marsh du Bridger (fig. 505), sont déjà plus spécialisés : I_2 devient plus volumineuse et est taillée en biseau par suite de l'usure plus grande de la face postérieure non couverte d'émail ; elle est à croissance continue. I_3 a disparu, C est peu développée, de même que $\underline{P_1}$, $\overline{P_1}$ et $\overline{P_2}$. Les molaires sont couvertes d'émail. Formule : $\frac{2.1.3.3}{2.1.2.3}$.

Chez les Stylinodontidés, qui ne sont malheureusement connus que par leur mâchoire inférieure, I_2 prend un développement énorme et se prolonge loin dans la profondeur du maxillaire. Chez *Psittacotherium* Cope de Puerco, I_1 est presque aussi développée que I_2, tandis que I_3 est rudimentaire. C'est l'inverse chez *Stylinodon* Marsh (*Calamodon* Cope) de Puerco et de Wasatch. Ces deux types ont pour formule $\frac{?}{3.1.5}$ Les molaires ont encore deux racines chez *Psittacotherium* Cope, et une

seule chez *Stylinodon*, où l'émail devient plus rare et le cément au contraire plus développé, et où la canine est semblable aux molaires, mais sans racine. On a ainsi l'indication d'un processus qui peut conduire aux Édentés (Cope).

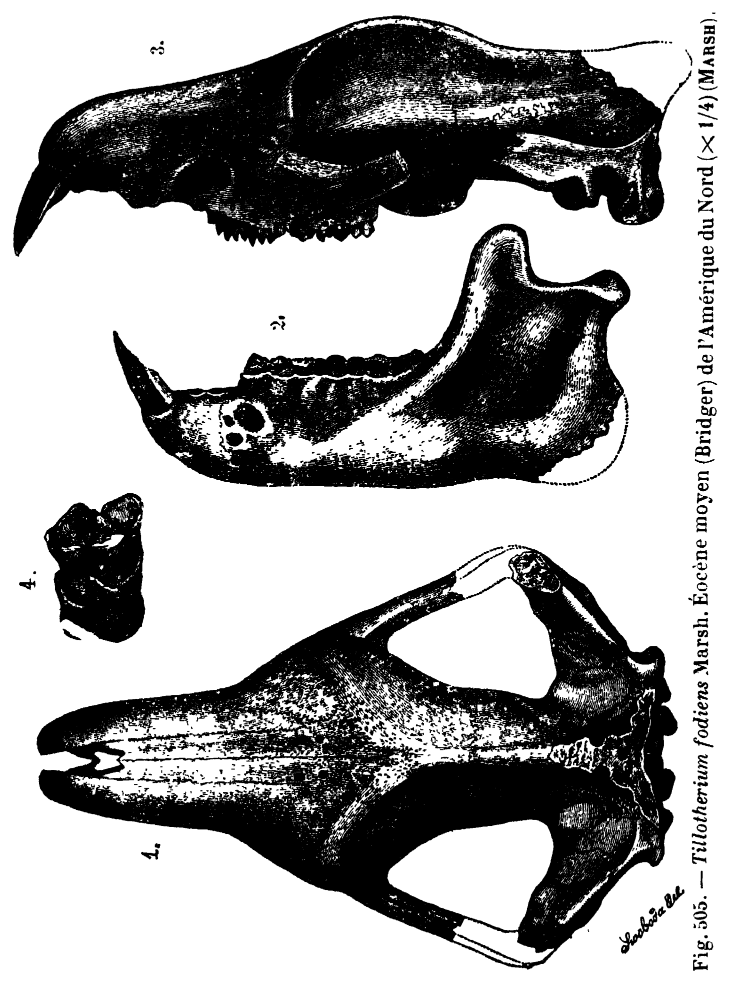


Fig. 505. — *Tillotherium fodiens* Marsh. Éocène moyen (Bridger) de l'Amérique du Nord (× 1/4) (Marsh).

Les Tillodontidés ont probablement aussi des représentants en Europe (*Platychærops* Charlesw. du London Clay).

7e Ordre. — RONGEURS.

Mammifères de petite taille, adaptés à ronger des matières dures. Dentition incomplète : pas de canine. Incisives à croissance con-

tinue. Molaires bunodontes ou lophodontes, à croissance limitée ou continue.

Caractères généraux. — Les principales particularités du squelette et de la dentition des Rongeurs sont en relation avec leur régime alimentaire : ils se nourrissent de matières végétales généralement dures (tiges, racines, graines, fruits) qu'ils mâchent en faisant mouvoir la mâchoire inférieure principalement d'avant en arrière et réciproquement. En conséquence, le crâne est allongé en avant et la museau est comprimé latéralement ; le nombre des incisives se réduit à $\frac{2}{1}$ et même à $\frac{1}{1}$. Le condyle de la mâchoire se meut dans une rainure longitudinale non limitée en arrière par une apophyse postglénoïde (ce qui différencie des Tillodontes); il est allongé ou sphérique. L'apophyse coronoïde du maxillaire peut se réduire beaucoup et devenir à peine saillante : elle sert en effet d'attache au muscle temporal, qui sert surtout aux mouvements dans le sens vertical, et qui devient peu important. Le masséter au contraire devient prépondérant ; par suite l'arcade zygomatique est très saillante.

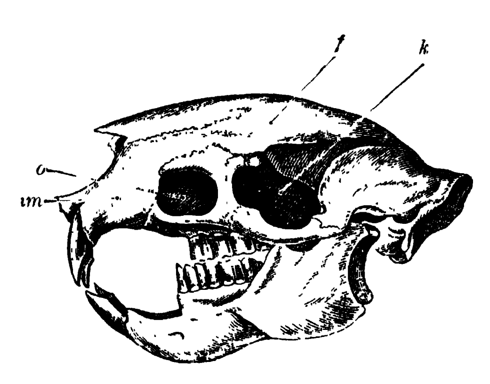


Fig. 506. — Crâne de Porc-épic (*Hystrix cristata*). — *k*, fosse temporale; *o*, orbite; *im*, intermaxillaire ; *t*, temporal. Sous l'arcade zygomatique, entre le point *o* et la 2e molaire supérieure, s'ouvre le large foramen infra-orbital.

De plus, dans les types les plus différenciés, un faisceau antérieur du masséter arrive à passer par le foramen infra-orbital, creusé dans l'apophyse zygomatique du maxillaire et servant d'ordinaire seulement au passage du nerf facial. Ce faisceau s'insérant ainsi directement sur le maxillaire, tire la mandibule en avant. Le foramen en question devient alors très volumineux et peut même atteindre les dimensions de l'orbite dans les types les plus spécialisés. D'autre part le masséter s'insère inférieurement à la mandibule sur une crête interne qui peut se développer en une lame horizontale saillante.

Enfin une longue apophyse *paroccipitale* peut exister aussi à la partie postérieure du crâne pour servir à l'insertion des muscles qui tirent la mandibule en arrière.

Les autres parties du squelette sont très peu différenciées et montrent des caractères assez primitifs. La clavicule existe toujours. Les membres sont conformés pour la locomotion rapide : ils sont aptes à courir, à grimper, à sauter, à nager ou à fouir.

Les Rongeurs sont en effet des animaux dépourvus de tout moyen de défense, et ne peuvent échapper à leurs ennemis que par leur agilité ou leur aptitude à se cacher ou à fuir. Les doigts, plantigrades, sont libres et en général munis de griffes.

L'encéphale est peu volumineux ; le cerveau est lisse et ne recouvre pas le cervelet.

Dentition. — La dentition des Rongeurs est, d'une manière générale, caractérisée par l'absence de canines et la réduction du nombre des incisives. Quand la spécialisation s'accentue, le nombre des molaires décroît ; de sorte qu'en résumé, la formule varie de $\frac{2.0.3.3}{1.0.3.3}$ (Léporidés) à $\frac{1.0.2}{1.0.2}$ (quelques Souris). Ordinairement il n'y a que $\frac{1}{1}$ incisives : chez les Léporidés seulement,

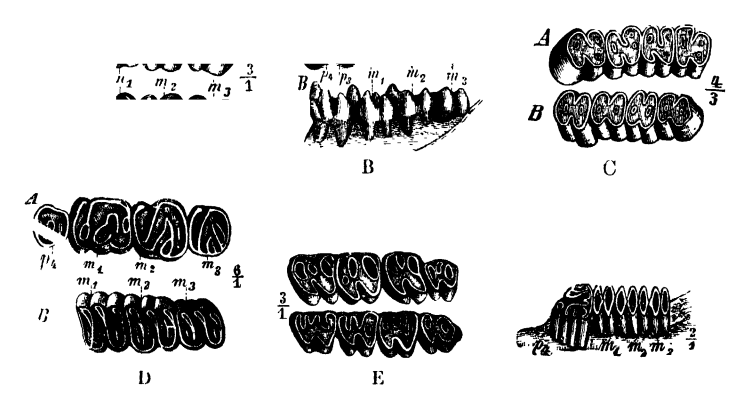


Fig. 507. — Molaires de Rongeurs. — A, *Sciuroides intermedius* Schl. Phosphorites. — B, *Arctomys primigenia* Kaup. Quaternaire. — C, *Steneofiber Eseri* . Mey. Miocène de l'Allier. — D, *Myoxus sansanniensis* Lart. Miocène de Sansan. — E, *Theridomys gregarius* Schl. Phosphorites. — F, *Myolagus Meyeri* Tschudi. Miocène de Steinheim. — *A*, molaires supérieures ; *B*, molaires inférieures.

à côté de i_1 se trouve une petite incisive peu développée. Les incisives sont remarquables par leur très grande longueur, par leur forme arquée ; elles sont toujours taillées en biseau. Ce fait tient à ce que l'émail existe seulement à la face antérieure de la dent, qui s'use ainsi bien plus vite en arrière qu'en avant. Elle est à croissance continue et s'insère très profondément dans le prémaxillaire de la mandibule.

Les canines manquent toujours et une large barre existe entre les incisives et les molaires.

Le nombre et la forme des molaires varient même dans l'intérieur d'une même famille. Ces variations se font d'ailleurs toujours dans le même sens, et par suite de la spécialisation dans la direction indiquée (fig. 507). Les types les plus primitifs ont des molaires courtes (brachyodontes), à racines multiples (3 au moins) et à croissance non continue. Dans le stade le plus généralisé, presque omnivore, les molaires supérieures sont trituberculaires ou triconodontes, les inférieures sont trituberculaires-sectoriales (*Paramys*, divers fossiles, fig. 507, A). Puis chez quelques Sciuridés, les Marmottes, les Spermophiles, les tubercules ont la forme de V et sont unis par des crêtes. Chez les Muridés, les molaires sont quadrituberculaires en général (fig. 507, B), et deviennent sextuberculaires par l'intercalation de tubercules chez *Pseudosciurus*.

Une seconde série est caractérisée par des molaires prismatiques, beaucoup plus longues, à croissance continue (fig. 507, C). Les tubercules sont complètement effacés par l'usure et la dent prend une surface plane. Mais le processus est poussé plus ou moins loin, même dans une même famille, ou chez un même animal suivant les dents considérées : ainsi l'on peut avoir pour la surface, des bandes profondément indentées, ou bien des ellipses juxtaposées, ou bien enfin, si la dent devient régulièrement prismatique, des îlots compris à l'intérieur de la couronne.

La réduction du nombre des dents se fait aussi d'une manière assez régulière. D'une manière générale, ce sont les prémolaires qui disparaissent les premières, puis les molaires postérieures. M_1 et M_2 subsistent toujours. Dans les types peu spécialisés, à dents nombreuses, les prémolaires se distinguent des molaires par leur forme plus simple.

Les Rongeurs sont peut-être issus des Tillothériens, ou tout au moins de formes voisines. En tout cas les Tillothériens montrent un processus parallèle à celui qui conduit de la mâchoire normale à celle des Rongeurs les moins spécialisés. Il faut remarquer que chez les Tillodontes, c'est I_2 qui est la dent prépondérante tandis que c'est I_1 chez les Rongeurs. L'hypothèse de la descendance des Rongeurs d'une souche très voisine des Tillothériens s'accorde bien avec leur date d'apparition : ils sont connus en Amérique depuis l'Éocène moyen, et en Europe depuis l'Éocène supérieur, à moins que *Decticadapis* Lem. de Cernay, ne soit réellement un Rongeur.

Les Rongeurs vivants et fossiles ne se disposent nullement en

série linéaire, et nous allons voir que les divers caractères de spécialisation s'accentuent d'une manière tout à fait indépendante.

Le sous-ordre des PROTRAGOMORPHES créé par Zittel est le plus faiblement spécialisé. Il renferme des formes localisées dans l'Eocène, et qui présentent des caractères intermédiaires entre ceux des deux sous-ordres suivants (Hystricomorphes et Sciuromorphes.)

1° *Caractères de faible spécialisation.* — Un caractère d'infériorité qui leur est spécial consiste dans la faible hauteur du crâne et l'absence de crête sagittale. Avec les Hystricomorphes ils ont en commun l'absence du l'apophyse postfrontale. Ils s'écartent au contraire des précédents et se rapprochent des Sciuromorphes par leurs dents brachyodontes, à racines, par leur apophyse coronoïde élevée et par la séparation du tibia et du péroné.

2° *Caractères de spécialisation avancée.* — La formule dentaire $\frac{1.0.2\text{-}1.3}{1.0.1.3}$ est beaucoup plus réduite que chez les Lagomorphes. La surface de la couronne est plus usée que chez les Sciuromorphes, à des degrés très divers. Enfin le canal infraorbitaire, servant au passage du masséter, est aussi développé que chez les Hystricomorphes et les Myomorphes.

En tenant compte de tous ces caractères on peut considérer les Protragomorphes comme un type central, mettant en évidence une grande indépendance d'évolution des caractères d'adaption dans des groupes parallèles, indépendants, mais peu éloignés.

Trois genres fossiles européens, principaux types des familles distinctes, *Sciuroides* Fors. Maj., *Pseudosciurus* Hens. et *Theridomys* Jourd., se trouvent dans les Phosphorites du Quercy, à la Débruge, et dans beaucoup d'autres dépôts de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène. *Paramys* Leid. représente le groupe en Amérique (Wasacht-Uinta). Zittel place encore dans le même sous-ordre deux familles importantes, existant actuellement. Les Myoxidés (Loirs) apparaissent de l'Éocène supérieur (*Myoxus parisiensis* Cuv., Gypse) et les Dipodidés (Gerboises) sont peut-être aussi représentés dès la même époque par *Eomys* Schl., connu seulement par sa mâchoire inférieure.

Les SCIUROMORPHES sont faiblement spécialisés : leurs dents aussi sont pourvues de racines et parfois de tubercules (brachyodontes et bunodontes). L'apophyse coronoïde est élevée, le tibia et le péroné sont séparés. Le foramen postorbital est très petit. Mais par contre il existe une apophyse postfrontale et la

formule dentaire est réduite $\left(\frac{1.0.2\text{-}1.3}{1.0.1.3}\right)$. Les SCIURIDÉS, les plus inférieurs des groupes où les dents sont basses et bunodontes, sont représentés dans l'Oligocène d'Europe et d'Amérique par *Sciurus* L. et dans le Diluvium par *Arctomys* L. Les CASTORIDÉS, plus spécialisés, à dents prismatiques, lophodontes, sont représentés dans l'Oligocène d'Europe par *Steneliberо* Geoff. et dans celui d'Amérique (White-River) par *Castor* L.

Chez les HYSTRICOMORPHES s'accusent les caractères spéciaux de la dentition. Les dents sont prismatiques, sans racines et lophodontes : la formule est réduite $\left(\frac{1.0.1(0).3}{1.0.1.0).3}\right)$. Le foramen postorbital est large. Mais il n'y a pas d'apophyse postfrontale. Ce groupe a des représentants dans l'Eocène supérieur de l'Europe (Phosphorites) comme *Nesokerodon* Schl. et *Issiodoromys* Croiz., de la famille des CAVIIDÉS, *Archæomys* Laur. de la famille des CHINCHILLIDÉS. Mais depuis cette époque il a presque complètement disparu de l'Europe et de l'Amérique du Nord, où il n'est représenté actuellement que par le genre *Hystrix* (Phosphorites, Miocène moyen, Pikermi etc.), tandis qu'il est devenu abondant dans l'Amérique du Sud, où sont connus de nombreux fossiles. L'un d'eux, *Megamys* Laur. (couches de Parana), est le plus grand Rongeur que l'on connaisse : il atteignait la taille d'un Rhinocéros

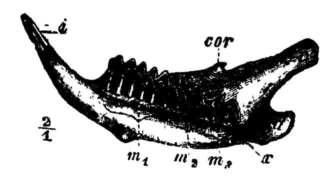


Fig. 508. — *Myodes torquatus* Keys. Quaternaire. Mâchoire inférieure vue en dedans. — *a*, angle de la mâchoire ; *c*, condyle ; *cor*, apophyse coronoïde.

Les MYOMORPHES ont le tibia et le péroné soudés. Foramen postorbital très développé. Pas d'apophyse postfrontale. Dentition variable : Dents lophodontes, avec ou sans racines, formules variant de $\frac{1\text{-}0.3\,3}{1.0.3\,3}$ à $\frac{1.0.0\,2}{1.0.0\,2}$.

Les MURIDÉS sont rares à l'état fossile, et ne se rencontrent qu'à partir du Miocène supérieur : *Acomys* Geoff. à Pikermi et Samos. *Mus*. L., dans le quaternaire.

Les ARVICOLIDÉS $\left(\frac{1.0.3}{1.0.3}\right)$ apparaissent dans le Pliocène et sont communs dans le Quaternaire (*Arvicola* Bl., *Myodes*, Ill., fig. 508).

Les LAGOMORPHES ont gardé la formule dentaire la plus primitive $\left(\frac{2.0.6}{1.0.5\text{-}6}\right)$, I_2 étant réduit.

D'autre part l'absence de racine, le développement de l'apophyse postfrontale et la réduction de la clavicule sont des caractères de spécialisation.

Les LÉPORIDÉS existent dans l'Amérique du Nord depuis le Pliocène (*Palæolagus*) et le Miocène (*Lepus*). Ils ne sont connus en Europe que depuis le Pliocène (*Lepus*). Les LAGOMYIDÉS au

contraire sont les plus anciens en Europe : *Titanomys* v. Mey. Miocène inférieur, *Myolagus* Hens. et *Lagomys* Cuv. Mioc. moyen.

3e *Groupe.*

8e Ordre. — ÉDENTÉS.

Dentition monophyodonte. Molaires toutes semblables, dépourvues d'émail en général. Ischion soudé au sacrum. Pattes lourdes et massives. Régime herbivore ou insectivore.

Les Édentés constituent un ordre absolument aberrant au milieu de cette classe des Mammifères si homogène dans toutes ses autres divisions. La Paléontologie n'a pu découvrir le point de conctact précis avec le reste du groupe ; il est vrai de dire que le plus grand nombre de ces animaux appartiennent à l'Amérique du Sud et que c'est là qu'on trouve la plupart des types fossiles ; malgré les belles recherches d'Ameghino, de nombreuses lacunes existent dans les connaissances paléontologiques relatives à ce pays. Cope, se basant sur le fait que l'absence d'émail est un fait de régression, cherche à rapprocher les Édentés de types où se manifeste déjà une réduction dans la couche d'émail des dents et notamment des Tillodontes ; mais nous pensons qu'il y a là simplement un phénomène de convergence, ne pouvant être employé comme caractère que pour un groupement artificiel et non pour une classification naturelle.

Le groupe des Édentés lui-même semble d'ailleurs très hétérogène, au point qu'il est difficile d'en donner une diagnose précise.

Les seuls caractères communs sont d'abord la soudure du sacrum et de l'ischion, la disposition des pattes, fortes, massives, comprimées et munies d'ongles puissants et surtout la dentition monophyodonte et homodonte, formée seulement de molaires toutes semblables, prismatiques, dépourvues d'émail, parfois manquant complètement.

Nous avons montré dans la partie générale comment le caractère monophyodonte était en réalité secondairement acquis et ne devait pas être regardé comme primitif ; nous avons également expliqué sa signification. Le caractère de l'absence d'émail est d'autre part moins général, si on prend en considération les types fossiles dont quelques-uns ont des dents à émail ; on rencontre également des formes anciennes pourvues d'incisive. On doit donc admettre que les Édentés représentent un groupe régressif ; et peut-être, trompé par un phénomène de conver-

gence, a-t-on réuni ainsi des types d'origine différente ; mais les données actuelles de la science ne permettent pas de résoudre complètement la question ; aussi nous nous conformerons ensuite à l'usage établi en divisant simplement les Édentés en un certain nombre de sous-ordres à la vérité très différents les uns des autres.

Sauf les deux genres *Manis* et *Orycteropus,* tous les Édentés actuels appartiennent au nouveau monde, et principalement à l'Amérique du Sud. La distribution géographique est la même pour les espèces fossiles, à une exception près : des plaques analogues à celles des Glyptodontes du Pliocène sud-américain ont été récemment découvertes dans les Phosphorites du Quercy par M. Filhol.

Il existe d'autre part des caractères anatomiques assez nets et assez importants pour permettre de distinguer dans la systématique, les deux groupes définis géographiquement. Ces caractères sont surtout tirés de la structure des organes génitaux ; mais le squelette montre aussi des différences. Chez les Édentés de l'ancien continent, la dernière vertèbre dorsale s'articule avec la première lombaire par les zygapophyses ordinaires, la facette articulaire ayant la forme d'un demi-cylindre, d'où le nom de *Nomarthra* donné à ce groupe.

Chez tous ceux du nouveau continent au contraire, outre les zygapophyses normales, il existe sur les arcs neuraux d'autres apophyses articulaires supplémentaires qui complètent l'union des deux vertèbres, de là le nom de *Xenarthra* (Gill, Flower).

Ces deux groupes semblent n'avoir rien de commun dans leur origine, et leur ressemblance avec des types américains paraît être due à une même adaptation à un régime insectivore spécial.

1er Groupe. — Xenarthra.

Les Édentés actuels de l'Amérique se divisent en trois groupes largement séparés : les *Vermilingues* (Fourmiliers), les *Bradypodes* (Paresseux) et les *Dasypodes* (Tatous). Mais les genres fossiles diminuent la distance qui sépare les trois groupes. Les *Gravigrades* (*Megatherium*, etc.) sont alliés à la fois aux Fourmiliers, aux Paresseux et aux Tatous, et l'étroite bande d'émail qui orne les dents de certains types du Parana, indiquant une régression moins grande, prouve que les Gravigrades sont plus rapprochés de la souche initiale. Enfin, par certains genres (*Mylodon, Glossotherium*), qui possèdent des plaques dermiques constituant une carapace rudimentaire, les Gravigrades passent

aux *Glyptodontes*. Ils doivent être considérés comme le groupe le plus primitif.

1er SOUS-ORDRE. — GRAVIGRADES.

Édentés fossiles, non représentés à l'époque actuelle, généralement de corps massif et de taille gigantesque. Pas de squelette exodermique formant une carapace continue. Membres lourds et épais. Crâne relativement petit, avec une arcade zygomatique puissante. Dentition ordinaire $\frac{0.0.5}{0.0.4}$, *adaptée à un régime herbivore.*

Le nom de Gravigrades indique suffisament le corps lourd et massif et la démarche pesante des animaux de ce groupe. Le *Megatherium* était plus grand qu'un Rhinocéros, et le plus petit d'entre eux, *Cælodon escrivanensis*, dépassait la taille du plus grand Fourmilier. La queue était longue et puissante, formée par de nombreuses vertèbres (de 18 à 24) d'une remarquable grosseur.

Le crâne est au contraire relativement petit, allongé, presque cylindrique et presque aussi large en avant et en arrière. L'arcade zygomatique est très large, parfois incomplète; elle porte à sa partie antérieure une volumineuse apophyse recourbée en crochet et dirigée vers le bas; l'orbite communique largement avec la fosse temporale.

Les dents sont au nombre de $\frac{5}{4}$ en général; mais la dernière de chaque mâchoire est très réduite, et elle manque dans *Nothrotherium*; ce sont des molaires à croissance continue, cylindriques, formées essentiellement de vasodentine entourée d'une couche épaisse de cément. Dans la plupart des cas, la surface de la couronne est plate; mais chez les *Mégathériidés*, elle présente deux crêtes transversales, dues à l'usure produite par la mastication.

Les pattes antérieures, plus longues et moins massives que les postérieures, sont plus ou moins adaptées à la préhension. Aussi le radius et le cubitus sont-ils toujours distincts et mobiles. Les clavicules sont puissantes. La main était courte, munie de 3 à 5 doigts, dont le médian se terminait par une phalange allongée, avec de puissantes griffes, propres à saisir ou à fouir; tandis que les doigts externes avaient de très courtes phalanges terminales. Dans la marche, le corps ne portait que sur ces doigts externes, qui sans doute étaient renforcés par des coussinets graisseux.

Aux membres postérieurs, l'ischion est soudé au sacrum, caractère commun à tous les Édentés, et l'ilion, presque vertical,

forme un bassin presque plan, largement ouvert. Il n'y a que 4 doigts postérieurs, le gros orteil ayant disparu. Les deux doigts internes ont ici encore leurs phalanges bien développées, et se terminent, surtout le doigt médian, par des griffes puissantes. Les doigts externes au contraire ont de longs métatarsiens, et des phalanges presque rudimentaires. Ils portaient dans la marche tout le poids du corps.

Les Gravigrades sont surtout nombreux dans l'Amérique du Sud. Ils sont représentés dans l'Amérique du Nord par quelques types qui ont dû certainement émigrer du Midi. Ameghino a recueilli dernièrement dans les couches inférieures des terrains tertiaires des types primitifs d'assez petite taille. Ils ont existé pendant toute l'époque tertiaire. Mais dans l'Amérique du Nord ils n'ont fait leur apparition qu'au Pliocène, et ont disparu dès le début du Quaternaire.

1re FAMILLE. — MÉGATHÉRIDÉS.

Cette famille est caractérisée par la configuration des dents. Ce sont des prismes à section carrée et constitués comme à l'ordinaire par un noyau de vasodentine entouré de cément; mais entre ces deux substances, se trouve une couche de dentine homogène très dure, développée surtout sur les parties antérieure et postérieure du prisme. Les dents de chaque mâchoire alternent avec celles de l'autre; les lames de dentine dure alternent aussi; il en résulte que la surface de la couronne présente deux crêtes transversales, séparées par une profonde vallée, due à l'usure de la vasodentine par la mastication.

La mâchoire inférieure présentait dans sa partie moyenne une longueur considérable, précisément au niveau des dents, qui se logeaient dans cette dilatation.

Ameghino a décrit dans les couches éocènes de la Patagonie (formation Santa-Cruzienne) des formes primitives, chez lesquelles la couche d'ivoire dur qui sépare le cément de la vasodentine a la structure d'un ruban d'émail. Ce sont les genres *Zamicrus*, *Promegatherium* Amegh.

Megatherium Cuv. s'étendait à l'époque quaternaire sur toute l'Amérique du Sud. D'après les déductions de R. Owen, c'était un herbivore, se nourrissant de feuilles comme les Paresseux actuels. Il se dressait sans doute sur ses pattes postérieures et sur sa puissante queue, et se soutenait appuyé au tronc des arbres à l'aide des pattes antérieures, qui lui permettaient de

courber les branches ou même les troncs d'arbre pour atteindre leurs feuilles.

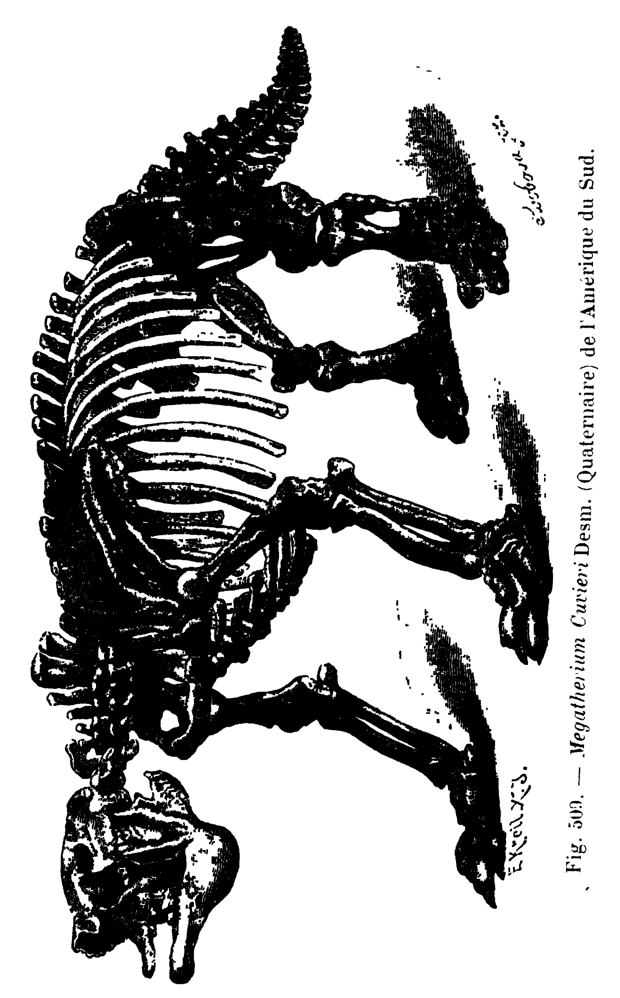


Fig. 509. — *Megatherium Cuvieri* Desm. (Quaternaire) de l'Amérique du Sud.

Nothrotherium Lydek. et *Cœlodon* Lund, beaucoup plus petit avec $\frac{4}{3}$ molaires.

2e FAMILLE. - MYLODONTIDÉS.

Dans cette famille, les dents ont la forme de prismes de section triangulaire ou ovale. La première dent d'en haut est fréquemment dirigée en avant horizontalement, comme une canine, tandis que la dernière a en section la forme d'un 8.

Des formes primitives, à dents rapprochées en série continue et régulière, ont été découvertes par Ameghino dans l'Éocène de Patagonie et décrites par lui sous les noms de *Nematherium*, *Lymodon*, etc.

Mylodon Owen, type de la famille, est plus petit que *Megatherium*. La tête est très semblable à celle de *Bradypus*, courte, plate, tronquée en avant. La peau présente de nombreux osselets, séparés les uns des autres. Pampéen de l'Amérique du Sud.

Il en existe deux espèces de la taille d'un Bœuf, émigrées dans l'Amérique du Nord (Pliocène des États-Unis).

Scelidotherium Owen, intermédiaire entre *Megatherium* et *Mylodon*. Crâne comme dans le premier genre, mais pas de dilatation médiane de la mandibule. Dents à section ovale. Pattes de *Mylodon*. Nombreuses espèces abondamment représentées dans le Quaternaire de toute l'Amérique du Sud.

Genres voisins : *Lestodon* Gerv., *Glossotherium* Ow.

3e FAMILLE. — MÉGALONYCIDÉS.

Dents prismatiques, à section carrée ou ovale, à couronne plate, légèrement creusée au centre; la première séparée des autres, située très en avant et développée comme une canine. Ils se rattachent nettement à la famille précédente par le genre *Lestodon*, où existent aussi ces caractères de la dentition.

Il en existe de nombreux genres dans l'Amérique du Sud, qui remontent aux couches les plus anciennes, comme dans les familles précédentes : *Hapalops*, *Hyperleptus* Amegh., etc. Ils deviennent beaucoup plus rares aux époques postérieures.

Megalonyx Jefferson est spécial à l'Amérique du Nord et date du Quaternaire; il atteint la taille d'un Bœuf.

2e SOUS-ORDRE. — TARDIGRADES.

Édentés couverts de poils, à crâne court, tronqué en avant. $\frac{5}{4}$ molaires courtes, cylindriques; arcade zygomatique avec une apophyse descendante. Pattes longues et faibles, terminées par trois longs doigts, presque réunis entre eux et portant de très longues griffes à l'aide desquelles l'animal se suspend aux arbres.

Les genres actuels *Bradypus* et *Cholœpus* sont inconnus à l'état fossile. Mais les genres *Entelops* et *Dideilotherium* Amegh. peuvent être considérés comme leurs précurseurs. Ils datent de la formation Santa-Cruzienne et ne sont connus que par leurs mâchoires. Ils ont une dentition complète avec 3 incisives, 1 canine et plusieurs molaires cylindriques.

Ameghino les considère comme les ancêtres de tout le groupe des Édentés et les réunit dans un sous-ordre spécial, celui des *Délothériens*.

3e SOUS-ORDRE. — VERMILINGUES.

Fourrure épaisse. Tête très longue. museau cylindrique. Queue très longue, pieds à 5 doigts. Pas de dents.

Les Fourmiliers sont tous sud-américains. Les deux espèces vivantes, *Myrmecophaga tetradactyla* et *jubata*, sont représentées à l'état fossile dans les cavernes à ossements du Brésil.

Ameghino a décrit des fragments de mandibule provenant des couches patagoniennes de l'Éocène inférieur, qui semblent avoir appartenu à des types de cette famille L'un d'eux, dont il a fait le genre *Scatœops* Amegh., présentait deux petites dents cylindro-coniques.

4e SOUS-ORDRE. — GLYPTODONTES.

Édentés fossiles, en général de grande taille, caractérisés par une carapace formée de scutelles dermiques unies par synostose. Queue également renfermée dans un étui dermique. Crâne très court, l'arcade zygomatique présentant en avant une longue apophyse recourbée en arrière et se dirigeant vers le bas. La plupart des vertèbres ankylosées en un long tube. Dents $\frac{8}{8}$ présentant sur chaque face deux sillons formant trois cannelures longitudinales.

Les Glyptodontes semblent se rattacher aux Gravigrades dont quelques types ont, comme nous l'avons vu, des osselets dermiques isolés dans la peau. Mais ils sont beaucoup plus spécialisés par suite de la formation d'une carapace complète qui recouvre toute la face dorsale de l'animal. Cette carapace est en réalité formée de pièces polygonales unies entre elles par suture; mais la synostose ne se produit qu'à l'âge adulte, les scutelles restant isolées pendant la jeunesse. Leur surface externe est ornée de tubercules tantôt épars, tantôt disposés en rosette, et cette ornementation est utilisée dans la systématique. Le crâne est lui-même recouvert d'osselets dermiques beaucoup plus petits. Enfin, la queue est tantôt entièrement entourée d'un étui exosquelettique, tantôt munie de ceintures successives, mobiles entre elles. Il n'y a pas de plastron ventral.

L'atlas seul reste constamment libre, les autres vertèbres s'ankylosant en général; mais il persiste toujours un certain nombre d'articulations, notamment entre l'avant-dernière et la

dernière cervicales, entre la dernière dorsale et la première lombaire, et entre les 7 premières caudales.

La colonne vertébrale est ainsi formée d'une série de tubes articulés où l'ankylose peut être poussée plus ou moins loin. Les côtes ne sont nullement soudées à la carapace.

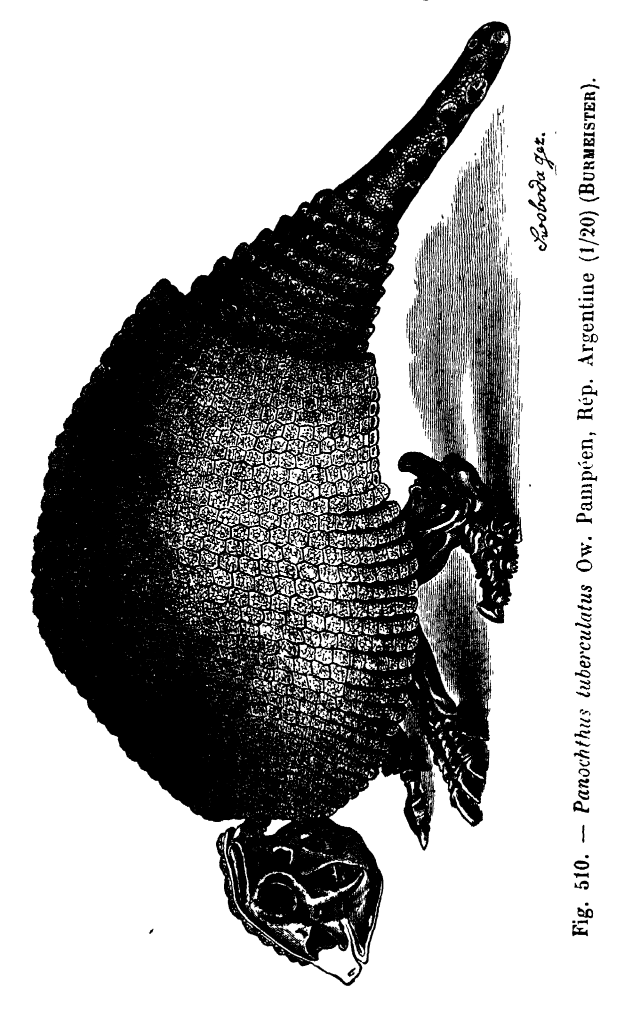


Fig. 510. — *Panochthus tuberculatus* Ow. Pampéen, Rép. Argentine (1/20) (Burmeister).

Le crâne est particulièrement élevé et court. Il est surtout remarquable par l'apophyse descendante de l'arcade zygomatique; le cercle orbitaire est presque complet; la branche montante de la mandibule est plus longue que la portion mandibulaire et forme avec elle un angle aigu.

Les dents sont placées côte à côte et leur surface d'usure est plate; l'axe longitudinal de la dent est occupé par un ruban saillant de vasodentine qui envoie des branches dans l'axe de chacune des cannelures.



Fig. 511. — *Glyptodon reticulatus* Ow. dépourvu de la carapace. Pampéen. Rép. Argentine (1/20).

Pattes antérieures plus courtes et moins massives que les postérieures. Pièces du carpe alternant à peine d'une série à l'autre. Pieds courts et ramassés.

Bassin volumineux, caractérisé par la forme spéciale de l'ilion,

divergent, perpendiculaire à l'axe du corps et dirigé vers la surface dorsale, et de l'ischion, large dilaté, ces deux os servant de support à la carapace; tibia et péroné presque soudés. Les pattes postérieures sont dans leur ensemble extrêmement massives.

Les Glyptodontes ont laissé d'abondants débris dans l'Amérique du Sud, mais on en trouve aussi quelques restes dans le Mexique, le Texas et la Floride. Ils sont surtout abondants dans le Pampéen et le Quaternaire; Ameghino en a trouvé les précurseurs dans les couches éocènes de Patagonie; mais ces précurseurs ne constituent pas des formes de passage bien nettes.

Chez *Glyptodon* Ow., la queue, courte, est entourée d'un étui formé de 9 à 10 anneaux mobiles portant chacun 2 ou 3 rangs de plaques coniques, pointues. *G. reticulatus* Gl., Pampéen. *Thoracophorus* Am. en diffère en ce que les plaques sont unies par des ligaments et non ankylosées. La queue est longue chez *Hoplophorus* Am. et *Panochthus* Burm., et son étui se termine en arrière par un tube fermé; le dernier a une carapace énorme et atteint la taille d'un Rhinocéros (*P. tuberculatus* Ow., Quaternaire).

5e SOUS-ORDRE. — DASYPODES.

Édentés munis d'un squelette dermique, formé de pièces annulaires séparées les unes des autres par des zones transversales flexibles permettant leur mobilite. Crâne allongé et museau conique. Arcade zygomatique complète, sans apophyse descendante. Les vertèbres toujours libres. Dents $\frac{8-9}{7-10}$, *quelquefois* $\frac{25}{25}$, *prismatiques.*

Les Dasypodes, représentés par les Tatous actuels, répartis en 6 genres, diffèrent des Glyptodontes par la mobilité de leur carapace, qui leur permet de se rouler en boule. Les diverses pièces de la carapace sont aussi formées par la soudure de scutelles dermiques. De semblables pièces forment un étui mobile à la queue. Enfin les parties extérieures des pattes présentent en outre des osselets dermiques serrés les uns contre les autres, mais non soudés. Les pièces osseuses sont recouvertes d'une épaisse couche cornée. Les vertèbres cervicales peuvent toutes se fusionner plus ou moins, sauf l'atlas, mais les autres vertèbres restent généralement libres. Le crâne est très différent de celui des Glyptodontes; il est long, étroit, à museau pointu, à mandibule étroite et très allongée, formant avec sa branche montante un angle obtus. Pieds antérieurs munis de 3 à 5 longues griffes recourbées. Pieds postérieurs plantigrades, avec 5 doigts pourvus d'ongles. Les fossiles ne viennent pas diminuer la distance qui sépare les Dasypodes des Glyptodontes.

Chlamydotherium Lund est le genre qui se rapproche le plus des Glyptodontes par ses $\frac{9}{9}$ dents présentant deux cannelures, mais le reste de l'organisation est nettement dasypode. Ameghino a trouvé plusieurs petites espèces dans l'Éocène et le Miocène de Patagonie. Il abonde dans le Quaternaire du Brésil et de l'Argentine, où une espèce, *Ch. giganteum*, atteint la taille d'un Rhinocéros; on a recueilli des scutelles dans la Floride.

Dasypus L. est aujourd'hui représenté en Amérique du Sud par plusieurs espèces, mais il remonte à une haute antiquité. Ameghino l'a rencontré dans les couches tertiaires de la formation patagonienne; il abonde surtout à partir du Pampéen. Le genre actuel *Tatusia* Cuv. n'est représenté que dans le Quaternaire, notamment par une espèce gigantesque, *T. grandis* Amegh.

Eutatus Gerv., *Proeutatus* Amegh. est le genre fossile le plus remarquable. Il diffère de tous les autres Tatous en ce que sa carapace, au lieu de présenter une pièce antérieure et une postérieure de quelque étendue, est tout entière formée de bandes étroites au nombre de 33, Tertiaire de Santa-Cruz, Pampéen de la République Argentine.

2e *Groupe. — Nomarthra.*

Chez les Édentés de l'Ancien continent, la dernière vertèbre dorsale s'articule avec la vertèbre lombaire au moyen des zygapophyses ordinaires légèrement modifiées. Ils se distribuent en deux familles, représentées chacune par une espèce :

Les Orycteropodidés, qui vivent aujourd'hui en Afrique et dont une espèce, *Orycteropus Gaudryi*, a été découverte par Forsyth Major dans le Miocène supérieur de Samos.

Les Manidés, ou Pangolins, dont l'espèce actuelle, *Manis gigantea* Illig., répandue de la Chine au Niger, se rencontre à l'état fossile dans le Quaternaire de Karnul. Forsyth Major a découvert à Samos un Pangolin dont il a fait un genre nouveau, *Palæo-*

3e *Groupe. — Édentés des Phosphorites du Quercy* (1)

M. Filhol a mis tout récemment en évidence l'existence des Édentés en France, à l'époque où se sont produites les Phosphorites du Quercy, c'est-à-dire pendant l'Éocène supérieur et l'Oligocène. Les fragments trouvés dans diverses localités sont très

(1) H. Filhol. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, XVI, 1893.

incomplets, mais présentent néanmoins un intérêt considérable, car ils prouvent que le groupe avait à cette époque une répartition bien plus étendue que de nos jours et était déjà représenté par des formes très voisines des formes actuelles. Un humérus ressemble beaucoup à celui du Pangolin (*Necromanis Quercyi* F.), un autre (*Palæorycteropus Quercyi* F.) à celui des Oryctéropes. Ces deux formes représentent donc les Édentés qui ont persisté dans l'ancien continent. Un autre type, *Leptomanis Edwardsi* F., représenté par la face supérieure du crâne, montre associés des caractères propres aux Pangolins et aux Myrmécophages. Enfin, des fragments d'une carapace composée de pièces polygonales sculptées montrent une structure histologique identique à celle des scutes des Glyptodontes et des Tatous (*Necrodasypus Galliæ* F.). Ces découvertes font remonter l'apparition des Édentés bien plus haut qu'on ne le soupçonnait jusqu'ici et font mettre en doute l'hypothèse qui assignait l'Amérique du Sud comme berceau de l'ordre dans son ensemble.

4e Groupe. — Ongulés.

Adaptation des membres. — Le groupe des Ongulés, créé pour la première fois par Cuvier, peut être défini par l'*adaptation exclusive* du pied à la course. Tandis que dans les autres Mammifères terrestres, les *Onguiculés* de Cuvier, la main sert d'une façon plus ou moins nette à la préhension ou à toute autre fonction, la patte des Ongulés sert uniquement à porter le corps et à le mouvoir. De là un certain nombre de caractères spéciaux qui peuvent tous se déduire de cette tendance particulière (1) :

1° Le membre tend à s'allonger verticalement. Cet allongement est produit en premier lieu simplement par le redressement des articulations, le pied touchant le sol uniquement par l'extrémité des dernières phalanges, les Ongulés sont *onguligrades*, au lieu d'être *plantigrades* ou tout au plus *digitigrades*, comme les Onguiculés.

2° En même temps l'allongement du membre s'accentue par l'accroissement de ses parties constituantes, notamment des métapodiaux et des os de l'avant-bras.

3° Les phalanges, qui portent sur le sol, sont entourées d'un sabot protecteur, qui les recouvre complètement, d'où le nom d'*Ongulés* donné par opposition à celui d'*Onguiculés* qui s'applique aux animaux munis d'ongles ou de griffes.

(1) R. Perrier, *Éléments d'anatomie comparée.*

4° Pour accentuer la solidité de la patte, les métapodiaux, au lieu de se placer côte à côte sur une même rangée, se disposent de façon à former une sorte de voûte à convexité antérieure : les doigts et les pièces du carpe et du tarse suivent le même mouvement; le pied est moins large et plus épais.

5° En conséquence, les doigts médians formant clef de voûte sont forcément plus longs que les latéraux. De plus, comme ils supportent davantage le poids du corps, ils tendent à devenir plus forts, tandis que les doigts latéraux entrent en régression et arrivent à disparaître, en même temps que les pièces carpiennes et métacarpiennes. D'où tendance à une réduction du nombre des doigts.

6° Les pièces du carpe et du tarse, qui sont primitivement disposées sériellement, tendent à alterner, par suite du chevauchement de la rangée distale vers le côté interne. De la sorte, l'union des os est moins parfaite, chacun d'eux s'articulant avec deux os de l'autre rangée, d'où une stabilité plus grande dans la structure de la patte.

7° Enfin il peut y avoir soudure de plusieurs parties primitivement distinctes : radius et cubitus, tibia et péroné, métapodiaux, os du carpe et du tarse.

Dentition. — A côté de cette disposition des pattes, les autres caractères les plus typiques des Ongulés doivent être tirés de la *dentition*.

Les Ongulés sont tous omnivores ou herbivores. Dans ce dernier régime les incisives et les canines ont un rôle subordonné, sauf pour la défense de l'animal; aussi peuvent-elles plus ou moins disparaître, surtout quand il existe d'autres armes de défense. Par contre, chez les omnivores, mais surtout chez les herbivores, les molaires doivent se développer tout particulièrement par suite de la nécessité de broyer la prison de cellulose qui chez les végétaux entoure complètement la substance protoplasmique ou l'amidon et la soustrairait à l'action des sucs digestifs. Le régime omnivore précède d'ailleurs le régime herbivore.

Chez tous les Ongulés primitifs, la formule est $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$, et la structure des dents, comme d'ailleurs l'ensemble des caractères anatomiques, est extrêmement généralisée. Nous avons déjà insisté à plusieurs reprises sur les ressemblances remarquables qui rattachent les Ongulés primitifs aux Créodontes, aux Insectivores les plus anciens, et nous verrons qu'ils sont aussi peu éloignés des Pachylémuriens. Ce dernier mot même a été créé pour indiquer la liaison des Primates primitifs avec les Pachy-

dermes, c'est-à-dire les Ongulés les moins spécialisés. Les incisives dans ces types primitifs sont coniques, les canines aiguës, bien développées, mais peu distinctes des incisives et des prémolaires, les prémolaires simples, coniques, et les molaires trituberculaires simples, avec des tubercules distincts, bunodontes et revêtus entièrement d'émail. Les dents sont séparées les unes des autres par de petits intervalles ne méritant nullement le nom de barres, mais empêchant les dents de former une rangée continue. C'est une dentition d'omnivore, aussi généralisée que possible. Voici maintenant comment elle peut se modifier :

A. Les *incisives* tendant à s'élargir et à se serrer étroitement, leur couronne se taille en biseau, et l'ensemble forme une sorte de lame de couteau, tranchante. Exceptionnellement elles peuvent s'accroître considérablement et soit prendre l'aspect des incisives des Rongeurs (Toxodontes, Typothériens, Hyracoïdes), soit se transformer en défenses (Proboscidiens). Plus fréquemment elles entrent en régression et peuvent arriver à disparaître complètement, soit à une mâchoire (Ruminants), soit aux deux (certains Rhinocéros).

B. Les *canines* peuvent par spécialisation ou bien se transformer en défenses pour servir d'armes (Condylarthres, plusieurs Artiodactyles), soit disparaître surtout quand il existe d'autres armes défensives (Ruminants, Rhinocéros), soit enfin s'ajouter aux incisives en prenant leur forme (canine inférieure des Ruminants).

C. Les *prémolaires* sont toujours plus grosses et plus compliquées en arrière qu'en avant. La première même disparaît souvent; elles sont d'abord très différentes des molaires (hétérodontes), mais leur tendance dans les formes spécialisées est de prendre une ressemblance plus ou moins complète avec les molaires (*homœodontie*).

D. Les *molaires* sont toujours, — à de très rares exceptions près — au nombre de trois. Elles sont primitivement trituberculaires bunodontes et brachyodontes. Mais elles peuvent subir des modifications qui les compliquent de plus en plus :

1° Au point de vue du nombre des tubercules. Il peut s'ajouter deux tubercules intermédiaires, et la dent devint quinquetuberculaire (types très primitifs).

Plus fréquemment apparaît un quatrième tubercule principal (*hypocone* $= d$), qui rend la dent *quatrituberculaire* ou, si, comme cela a lieu en général, les deux tubercules intermédiaires persistent, *sextuberculaires* (fig. 515, m_1).

Les molaires inférieures dériveraient, d'après Cope, du type

trituberculaire tranchant. De là, la présence à la dernière M des types primitifs d'un talon, qui disparaît dans les formes spécialisées.

2° La forme des tubercules, primitivement conique, se modifie plus ou moins profondément. Souvent, ils s'allongent de façon à former des crêtes longitudinales ou transversales (dent *lophodonte*) qui s'unissent plus ou moins les unes aux autres. A la mâchoire inférieure, ce sont généralement deux crêtes transversales ou légèrement obliques, tandis qu'à la mâchoire supérieure, il arrive souvent que deux tubercules externes forment une crête longitudinale marginale, en continuité avec la paroi externe, et que les deux internes forment deux crêtes transversales se rattachant à la crête marginale. Nous n'indiquons là que les deux dispositions les plus fréquentes, la variation étant presque infinie (fig. 520 et 524).

Dans d'autres cas, les tubercules non seulement s'allongent en forme de crêtes, mais encore se courbent de façon à former un V ou un croissant (dent *sélénodonte*) qui à leur tour s'unissent de façons variées (fig. 524).

3° Enfin la dent devint *prismatique*, à croissance continue, la couronne est alors remplacée par une surface d'usure, où les divers tubercules ne sont représentés que par leur section chacun d'eux comprenant un îlot d'ivoire, entouré d'un ruban d'émail saillant; quand les tubercules sont fusionnés, les îlots d'ivoire et les rubans d'émail se continuent d'un tubercule à l'autre sans interruption. Les vallées qui séparent les tubercules les uns des autres sont dans ce cas extraordinairement profondes, mais sont entièrement remplies par du cément, qui envahit la couronne, et entoure complètement les tubercules. La dent est alors à son maximum de spécialisation (dent *hypsélodonte*, fig. 525, E, F, G).

Classification. — Les Ongulés comprennent 7 ordres qui se laissent assez naturellement grouper en 3 sections :

1° Les *Condylarthres* tous éocènes, à carpe sérié et à 5 doigts, ont donné naissance très certainement aux *Périssodactyles*, et d'une façon plus lointaine aux *Artiodactyles*. Cet ensemble forme une première série phylétique, caractérisée par la forme élevée de l'astragale, dont la facette articulaire tibiale est convexe, trochléiforme, portée à l'extrémité du col plus ou moins long.

Cope et Marsh ont réuni respectivement sous le nom de *Diplarthres* Cope et de *Clinodactyles* M.. l'ensemble des Périssodactyles et des Artiodactyles, en se basant surtout sur les caractères

tirés du carpe et du tarse. On peut en donner la diagnose suivante d'après Cope : Animaux généralement onguligrades, à doigts latéraux réduits ; pièces du carpe alternant d'une rangée à l'autre, le scaphoïde servant d'appui au trapézoïde et au grand os, le semi-lunaire au grand os et à l'os crochu. Pas de central. — Astragale avec une trochlée, s'articulant avec le scaphoïde et le cuboïde.

Ces Diplarthres constituent sans nul doute un groupe assez nettement caractérisé; mais les deux grandes divisions qu'il renferme, les *Périssodactyles* et les *Artiodactyles* sont indépendantes dès leur origine, et constituent deux phylums séparés; c'est à ce titre que nous les considérons comme deux ordres distincts, ayant subi une évolution parallèle, et présentant un certain nombre de caractères communs, mais trop peu importants et trop peu spéciaux pour nécessiter la fusion des deux ordres.

2° Les *Amblypodes* et, malgré leur spécialisation remarquable, les *Proboscidiens*, forment une seconde série, caractérisée par le carpe disposé sériellement, l'astragale élargie, à facette articulaire tibiale plane ou peu convexe, sans col bien distinct. Les Amblypodes et les Proboscidiens n'ont pas de parenté directe, mais ils doivent descendre d'un même type hypothétique, auquel Cope a donné le nom de *Plathyarthres*.

3° Enfin les *Toxodontes* et les *Hyracoïdes* sont des formes spécialisées, assez rapprochées les unes des autres, qui ont conservé dans le carpe et le tarse des caractères très primitifs, analogues à ceux des Condylarthres; mais les formes de passage qui pourraient donner des indications sur l'origine de ce petit groupe sont totalement inconnues.

9e Ordre. — CONDYLARTHRES.

Herbivores peu spécialisés, à dents brachyodontes et bunodontes. $\frac{3}{3}$ I *en général. Canines allongées. Carpe et tarse complètement sériés. Cuboïde articulé à sa face proximale seulement avec le calcanéum; astragale articulé à sa face distale seulement avec le naviculaire.* $\frac{5}{5}$ *doigts. Le péroné s'étend jusqu'au calcanéum.*

Le groupe des Condylarthres a été créé par Cope pour des Ongulés primitifs, qui ne dépassent pas l'Éocène et dont le caractère principal est la disposition particulière du carpe et du tarse.

Un grand nombre de caractères indiquant la nature primitive des Condylarthres se retrouvent dans les autres ordres les plus anciens des Mammifères. C'est là un fait général sur lequel nous

avons déjà insisté, que cette remarquable analogie des formes anciennes qui ne se laissent que difficilement distinguer à leur origine, bien que, divergeant ensuite, elles aient donné naissance à des types très différents.

Les Condylarthres, en effet ne sont pas sans analogies avec les Créodontes, par la forme de l'astragale, la disposition et le nombre de leurs dents, et par la présence d'un trou entépicondylien à l'humérus.

Ils se rattachent si étroitement aux Primates, que Cope les a réunis en même temps que les Hyracoïdes sous le nom de *Taxeopodes*, par les caractères assez artificiels tirés de la structure du carpe. Mais c'est avec les Ongulés proprement dits, surtout avec

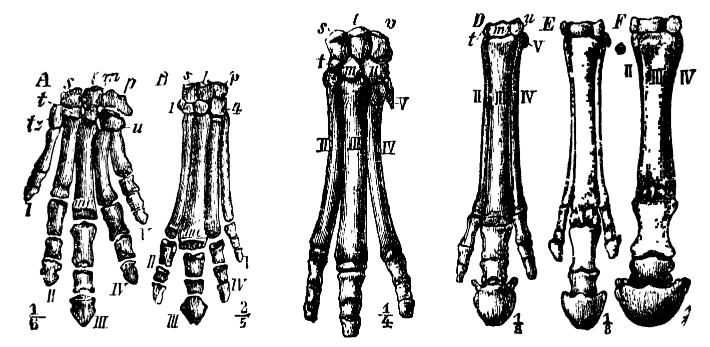


Fig. 512.— Pied antérieur gauche des Condylarthres et Périssodactyles. — A, *Phenacodus primævus* Cope — B, *Hyracotherium venticolum* Cope, Éocène inférieur. — C, *Palæotherium medium*, Eocène supérieur. — D, *Anchitherium aurelianense*, Miocène. — E, *Hipparion gracile* Kaup, Miocène supérieur. — F, *Equus caballus* L. Actuel; *l*, semi-lunaire; *m*, grand os; *p*, pyramidal; *s*, scaphoïde; *t*, trapézoïde; *tz*, trapèze; *u*, unciforme; I-V, métacarpiens (Emprunté à STEINMANN).

les Périssodactyles et les Artiodactyles, que leurs affinités doivent les faire ranger, et on peut les considérer comme les ancêtres des Périssodactyles, et comme les parents à un degré plus éloigné, des Artiodactyles et des Proboscidiens.

Le cerveau est très primitif, les lobes olfactifs, très volumineux, sont à découvert, les hémisphères sont petits, avec quelques légères circonvolutions, bien nettement séparés du cervelet, ce qui, semble indiquer qu'ils ne recouvraient pas les tubercules quadrijumeaux.

Le crâne est bas et allongé, sans caractère bien nettement spécialisé, le bord orbital est largement ouvert à sa partie inférieure, la cavité glénoïde est limitée en arrière par une forte apophyse postglénoïde.

La dentition, très primitive, a la formule archaïque $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$, les dents sont très semblables à celles des Créodontes, les prémolaires plus simples que les molaires, toutes brachyodontes et bunodontes, généralement trituberculaires, mais parfois quadri-

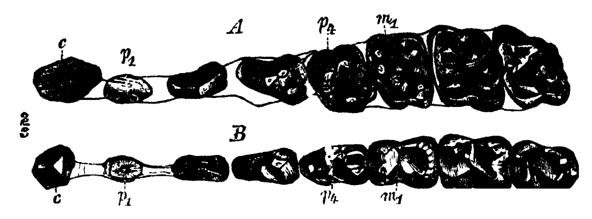


Fig. 513. — *Phenacodus primævus* Cope, Wasatch. — A, mâchoire supérieure; B, mâchoire inférieure (Cope).

tuberculaires. Nous retrouverons ces caractères chez les Primates (fig. 513 A, B).

L'omoplate, extrêmement large, à la forme d'une feuille ovoïde, avec une faible crête sans acromion. Pas de clavicule, en quoi ils diffèrent des Primates et des Créodontes et se rapprochent au contraire des Ongulés. L'humérus a un trou entépicondylien, le fémur un troisième trochanter. Le cubitus et le péroné sont aussi bien développés que le radius et le tibia. La disposition sériée du carpe et du tarse constitue le principal caractère : chaque pièce distale ne s'articule qu'avec une pièce de la rangée proximale. Ainsi le trapèze et le trapézoïde ne s'articulent qu'avec le scaphoïde, le grand os avec l'intermédiaire (semilunaire), l'os crochu avec le pyramidal (fig. 514). Il existe parfois (*Meniscotherium*) un central qui persistera chez les Proboscidiens et les Hyracoïdes, mais qui manque chez les *Phenacodus* et disparaît aussi chez les Ongulés. Au tarse, le cuboïde s'articule avec le calcanéum, les trois cunéiformes avec la naviculaire, qui fait suite lui-même à l'astragale. Le central n'existe pas. L'astragale est semblable à celle des Carnivores, avec un long col, et une facette articulaire supérieure convexe

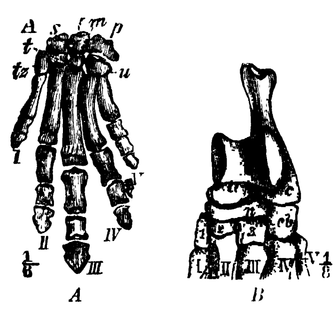


Fig. 514. — *Phenacodus primævus* Cope, Wasatch. — A, pied antérieur; *s*, scaphoïde; *l*, lunaire, *p*, pyramidal; *tz*, trapèze; *t*, trapézoïde; *m*, grand os; *u*, unciforme; I-V, doigts. — B, tarse; *a*, astragale; *c*, calcanéum; *cb*, cuboïde; *n*, naviculaire; 1, 2, 3, cunéiformes; I-V, métatarsiens (Cope).

ou à peine creusée d'un léger sillon. Sa facette inférieure est plane ou à peu près. Le pied est en général plantigrade ou semi-plantigrade, mais il peut dans certains types devenir digitigrade. Il existe toujours cinq doigts, les deux extrêmes étant toutefois plus réduits que les autres.

Les Condylarthres sont surtout représentés par des genres éocènes de l'Amérique du Nord, venant principalement des couches du Puerco et du Wasatch. Quelques-uns sont représentés en Europe, où Lemoine a montré l'existence de deux genres assez spéciaux pour constituer une famille distincte (*Pleuraspidothériidés*).

1re FAMILLE. — PÉRIPTYCHIDÉS.

Ce sont les plus primitifs des Ongulés : les molaires supérieures sont trituberculaires, mais parfois avec des tubercules intermédiaires; les prémolaires sont très simples, en général avec un seul cuspide principal; les pieds plantigrades devaient donner à l'animal l'allure d'un Ours, l'astragale a une articulation tibiale convexe, sans trochlée. Ces fossiles proviennent tous du Paléocène de Puerco (Cope).

Periptychus Cope, très commun dans le Puerco, pouvait atteindre la taille d'un Pécari. Les molaires sont trituberculaires, avec plusieurs cuspides intermédiaires. Son squelette est connu presque en entier, de même que *Ectoconus* Cope, dont les molaires supérieures sont octocuspidées.

2e FAMILLE. — PHÉNACODIDÉS.

Les deux premières prémolaires sont encore unicuspidées, mais les deux dernières sont plus ou moins trituberculaires. Quant aux molaires supérieures, elles sont quadrituberculaires, et peuvent présenter deux tubercules accessoires intermédiaires, ce qui les rend sextuberculaires. La facette tibiale de l'astragale commence à se creuser en forme de gorge de poulie.

Ils débutent dans l'Éocène inférieur du Puerco par *Proto-*

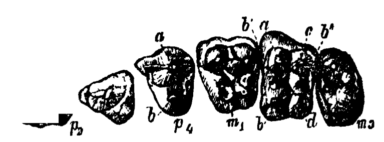


Fig. 515. — *Protogonia puercensis* Cope. Puerco. Mâchoire supérieure (Cope).

gonia Cope, dont les dents seules sont connues; les dernières prémolaires sont seulement bicuspidées (fig. 515).

Dans le Wasatch se trouve en abondance le genre important *Phenacodus* Cope, dont le squelette est entièrement connu, et qui renfermait plusieurs espèces (fig. 512 et 514). *Ph. primævus* Cope variait de la taille d'un Tapir à celle d'un Mouton. Autour de l'orifice nasal sont des empreintes indiquant l'insertion de ligaments ou de muscles laissant supposer l'existence d'une très courte trompe ou d'une disposition analogue à celle de l'Hippopotame. Prémolaires postérieures trituberculaires. Molaires supérieures à 6 tubercules, les inférieures formées de deux lobes, le premier à 2 pointes disposées transversalement,

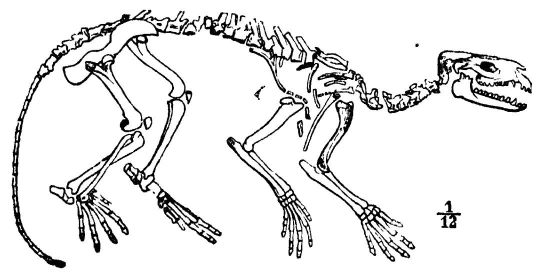


Fig. 516. — *Phenacodus Wortmanni* Cope. Éocène de Wasatch (Wyoming) (Cope).

le second à 3 pointes, dont l'externe est reliée par une crête oblique à l'antéro-externe. 5 doigts redressés, les trois médians atteignent le sol (fig. 516).

Dans l'Éocène supérieur de Soleure, on a trouvé des molaires paraissant appartenir aux genres *Protogonia* et *Phenacodus* (Rütimeyer).

3e FAMILLE. — MÉNISCOTHÉRIIDÉS.

Cette famille renferme des types plus spécialisés par leurs molaires, munis de tubercules comprimés en V. Les molaires supérieures sont quadricuspidées, les prémolaires sont unicuspidées, mais la dernière est bi ou trituberculaire. La carpe a un central persistant, *Meniscotherium* Cope, P_4 bicuspidée. *Hyracops* Marsh, P_4 semblable à M_1. Couches de Wasatch.

En Europe *Meniscodus* Rüt., de Soleure, connu par une seule molaire, très voisin de *Meniscotheriun.*

4e FAMILLE. — PLEURASPIDOTHÉRIIDÉS.

Cette petite famille comprend deux genres du Paléocène de Cernay, *Pleuraspidotherium* et *Orthaspidotherium* Lem. Incisives, canine et première molaire coniques, espacées; puis un dias-

tème après lequel viennent 5 ou 6 dents (prémolaires et molaires) à peu près semblables : les supérieures avec 4 cuspides, en V, plus un petit tubercule antérieur, les inférieures avec une pointe antérieure très petite, deux lobes bicuspidés, et enfin un talon très développé sur la dernière molaire.

10e Ordre. — PÉRISSODACTYLES.

Ongulés marchant sur l'extrémité des doigts (onguligrades), à carpe et tarse alternés; le poids du corps porte surtout sur le doigt médian, qui est toujours plus volumineux que les autres. Le nombre des doigts est à peu près toujours de 3 au membre postérieur, tandis qu'au membre antérieur il est de 3 ou 4. Mais dans ce dernier cas, le troisième doigt est le plus volumineux, les deux voisins sont d'égale grandeur, le dernier plus petit. Dentition le plus souvent complète.

Dents généralement lophodontes, à tubercules recourbés en croissant ou en V. 3 trochanters au fémur.

L'ensemble des Périssodactyles constitue un phylum remarquablement riche par l'abondance et la variété des formes; son étude est précieuse pour la doctrine de l'enchaînement des formes animales et pour la théorie de l'évolution, car aucun autre groupe ne présente une série généalogique aussi complète, où les divers membres se déduisent les uns des autres avec des transitions aussi précises.

Adaptation des membres. — On peut faire dériver assez facilement les Périssodactyles du type des Condylarthres, et en particulier de *Phenacodus*, dont les formes inférieures rappellent exactement la dentition; le pied de *Phenacodus*, en mettant à part la sériation du carpe et du tarse, est visiblement voisin de la forme ancestrale des Périssodactyles, par la prédominance déjà légèrement indiquée du troisième doigt.

C'est en effet cette prédominance qui constitue le caractère le plus typique propre aux Périssodactyles. C'est sur le doigt médian que porte la presque totalité du poids du corps, et dans tous les cas, c'est lui qui doit offrir le maximum de résistance. Le reste de la résistance doit se répartir à peu près également de part et d'autre de la ligne médiane, et va en diminuant à mesure qu'on s'en éloigne; les doigts doivent dès lors diminuer d'importance d'autant plus qu'ils sont éloignés du doigt médian.

Le doigt interne I disparaît le premier, il manque à tous les Périssodactyles; et la pièce correspondante du carpe et du tarse (trapèze et premier cunéiforme), peut elle-même être entraînée

dans cette disparition; le doigt externe est toujours beaucoup plus faible que les autres; il disparaît souvent au membre antérieur, et n'existe jamais au membre postérieur où il est tout au plus représenté par un petit stylet, reste du métatarsien. Les doigts II et IV sont eux-mêmes plus réduits à mesure qu'on avance dans la spécialisation jusqu'à ne plus être représentés, dans le Cheval que par des stylets métatarsiens.

Nous avons déjà signalé l'alternance caractéristique du carpe et du tarse, alternance produite par le chevauchement des os de la seconde rangée, et qui entraîne une stabilité plus grande de l'édifice osseux ; ce chevauchement modifie aussi les connexions du carpe avec les métacarpiens, qui se disposent à leur tour en alternance avec les pièces correspondantes du carpe. L'astragale a la surface d'articulation distale (pour le scaphoïde) presque plane, tandis que la proximale (pour le tibia) est trochléenne et profondément creusée d'un sillon.

Les os de l'avant-bras et de la jambe sont égaux et distincts dans la plupart des types. Dans les Équidés les plus spécialisés, le cubitus et le péroné se réduisent fortement et se soudent partiellement à l'os voisin.

Le fémur porte toujours (sauf chez les Chalicothériidés) un troisième trochanter, qui est en général extrêmement développé.

Dentition. — La formule dentaire s'écarte en général fort peu de la formule primitive : $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. P_1 disparaît chez les formes récentes, mais ce n'est qu'exceptionnellement (Rhinocérotidés) que la réduction porte sur les incisives et les canines.

Les molaires sont nettement brachyodontes dans les types anciens, et elles restent telles dans presque toutes les séries de Périssodactyles ; ce n'est guère que dans les formes récentes des Équidés qu'elles deviennent fortement prismatiques.

En même temps les prémolaires, qui étaient primitivement nettement différentes des molaires, tendent à leur ressembler et à s'identifier avec elles. Cette tendance se manifeste dans toutes les séries phylétiques des Périssodactyles, dont les formes les plus récentes présentent toujours une rangée de molaires homœodontes.

Typiquement les prémolaires sont trituberculaires et les molaires quadrituberculaires, mais par l'adjonction de deux tubercules intermédiaires, ces dernières deviennent sextuberculaires.

Les tubercules sont primitivement coniques, bunodontes, et nettement séparés les uns des autres. C'est le cas d'*Hyraco-*

therium, qui se rattache de la façon la plus nette aux Condylarthres (fig. 521), et de *Pachynolophus* (fig. 520, *B*). L'évolution des molaires supérieures indique les stades suivants :

1° Union des deux tubercules externes (*a* et *c*) par une crête longitudinale, qui se confond à la base avec la paroi externe de la dent (fig. 522, A, p_2).

2° Transformation des tubercules intermédiaires (b', c') en crêtes obliques, qui finissent par unir les tubercules internes (b, d), eux-mêmes comprimés, à la crête marginale formée par les tubercules externes (Rhinocérotidés, Palæothériidés, fig. 522, Am_1).

3° Les tubercules externes prennent la forme d'un V, de sorte que la crête marginale qui provient de leur fusion, forme un W, et qu'il se produit sur le milieu de la paroi externe de la dent une arête saillante verticale, au point de fusion des deux tubercules (Tapiridés, Équidés, fig. 524, *A* à *E*).

4° Apparition de deux tubercules accessoires (b'', d', *parastyle*), formés directement sur le pourtour de la dent (*cingulum*) (Équidés, Tapiridés, fig. 524, *B*, *C*, *D*, *E*).

Les molaires inférieures ne sont presque jamais absolument bunodontes. Elles sont toujours quadrituberculaires, les deux paires de tubercules étant côte à côte ou alternées.

Deux cas peuvent exister : 1° Les tubercules sont seulement lophodontes ; ils s'unissent deux à deux par deux crêtes, transversales si les tubercules sont placés côte à côte, légèrement obliques, s'ils sont alternés.

2° Les tubercules externes (β, γ) se courbent en forme d'un croissant ou d'un V, à la pointe duquel vient se souder le tubercule interne correspondant (β', γ') ; les deux croissants viennent se rejoindre l'un l'autre par un tubercule uni- ou bi-cuspidé. Dans cette deuxième forme de molaire, la branche postérieure du V est en général beaucoup plus forte que l'antérieure ; celle-ci peut s'effacer presque complètement, et les deux tubercules internes unis à la branche postérieure du V correspondant forment deux crêtes en arc de cercle placées l'une derrière l'autre.

M_3 a en général un troisième lobe qui disparaît dans les formes récentes (fig. 520, *c*).

Classification. — Les Périssodactyles comprennent 10 familles, qui peuvent se grouper en un certain nombre de séries partant toutes des formes primitives se rattachant plus ou moins nettement aux Condylarthres pour aboutir à des formes plus spécialisées.

1° Les *Macrauchénidés* et les *Protérothériidés* propres à l'Amérique du Sud forment un premier groupe, le plus rapproché des

Condylarthres, notamment à cause de la disposition encore presque sériée du carpe, et par suite présentant parfois des caractères rappelant les Artiodactyles primitifs, issus de la même origine.

2° Les *Titanothériidés* et les *Chalicothériidés*, analogues par la forme des molaires, paraissent être des représentants très spécialisés et devenus par beaucoup de côtés très différents, d'un même groupe dont l'origine n'est pas connue.

3° La grande série des Chevaux renferme trois importantes familles: celles des Hyracothériidés, des Palæothériidés et des Équidés, dont nous ferons ressortir plus tard les connexions et le mode d'évolution.

4° Enfin les *Lophiodontidés*, qui se sont détachés eux-mêmes sans doute des Hyracothériidés, et qui par suite forment un rameau latéral de la grande série précédente, doivent être considérés comme les chefs de file d'une dernière série, dont les branches terminales constituent les *Tapiridés* et les *Rhinocérotidés*.

A l'époque actuelle, il n'existe plus que trois genres de Périssodactyles: *Equus*, *Tapirus*, *Rhinoceros*.

1re FAMILLE. — MACRAUCHÉNIDÉS.

Ces fossiles, qui appartiennent exclusivement à l'Amérique du Sud, occupent une place tellement à part parmi les Périssodactyles, que quelques auteurs les en excluent d'une façon absolue. Toutefois la structure générale du squelette rappelle celles des Tapirs et des Équidés, tandis que la dentition se rapproche d'*Anchitherium* et de *Palæotherium*.

Les caractères essentiels de ce petit groupe sont surtout l'arrangement presque sérié du carpe et du tarse, rappelant la disposition déjà indiquée chez les Condylarthres et les Hyracoïdes. La seule différence est au carpe la dilatation du grand os, qui, au lieu de s'articuler seulement au semi-lunaire, déborde latéralement et vient s'articuler aussi au scaphoïde et au pyramidal; mais l'arrangement sérié n'en est pas modifié, et les métacarpiens font suite aux carpiens qui leur correspondent. Au tarse, le cuboïde s'articule au calcanéum seul; il est même separé du naviculaire, qui ne s'articule de son côté qu'à l'astragale d'une part, aux 3 cuboïdes de l'autre.

Il existe trois doigts, presque égaux, dont les phalanges terminales sont larges et arrondies.

La dentition $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ est complète. Les incisives sont grandes et fortes à la mâchoire supérieure, plus petites à l'inférieure et présentent un repli d'émail médian analogue à celui des Chevaux. Canines à 2 racines, semblables aux incisives. Les premières prémolaires sont simples; la dernière ressemble aux vraies molaires et comprend 6 tubercules, les deux externes unis en W, plus à l'angle antéro-interne une colonnette d'émail issue directement du cingulum. Cou très allongé, formé de vertèbres analogues à celles du Chameau. Orbites plus ou moins complètement limitées par un cercle osseux. Narines placées à la face supérieure du crâne, ce qui porte quelques auteurs à penser que c'étaient des animaux aquatiques; les os nasaux rudimentaires; le frontal est creusé en avant de 4 profondes excavations, impressions musculaires qui semblent indiquer la présence d'une courte trompe (Burmeister, Cope).

Theosodon Amegh. Dents brachyodontes, les incisives coniques, les molaires avec des tubercules en général peu usés par la mastication. Formation Santa-Cruzienne de Patagonie (Éocène inférieur).

Macrauchenia Owen. Les dents presque prismatiques, présentent presque constamment une surface d'usure très prononcées (Pampéen et Patagonien).

2e FAMILLE. — PROTÉROTHÉRIIDÉS.

Petite famille établie par Ameghino pou. un petit nombre de genres incomplètement connus de l'Amérique du Sud; leurs molaires, isolées, avaient été rapportées par Bravard et Burmeister à des formes d'Artiodactyles (*Anoplotherium*, *Anchitherium*, etc.).

Elles ne diffèrent pourtant pas essentiellement des Périssodactyles. La formule est réduite. Dans *Diadiaphorus* elle est $\frac{1.0.4.3}{2.1.4.3}$. Les molaires supérieures ont deux tubercules externes réunis en W et deux tubercules internes coniques, le postérieur notablement plus petit, réunis aux antérieurs soit par une crête, soit par un petit tubercule intermédiaire.

Les molaires inférieures sont formées de deux croissants, placés à la suite l'un de l'autre, et réunis par un tubercule saillant externe commun aux deux croissants.

La découverte de la patte faite par Ameghino a défini mieux encore le caractère Périssodactyle de cette petite famille. Les pieds avaient trois doigts, le doigt médian étant beaucoup plus développé que les doigts latéraux.

Diadiaphorus Amegh. Santa-Cruzien (Tertiaire inférieur de Patagonie).

Protherotherium, depuis le Santa-Cruzien, jusqu'au Miocène (Patagonie).

Epitherium Amegh. (Araucanien, Pliocène).

Cette famille réunie à celle des Macrauchénidés, constitue pour Ameghino et Cope un ordre à part, celui des *Litopterna*, qui formerait le passage des Condylarthres aux vrais Périssodactyles.

3e FAMILLE. — TITANOTHÉRIIDÉS.

Ces Ongulés, rappelant par leur allure les Tapirs et les Rhinocéros, sont surtout développés dans l'Amérique du Nord, mais ont des représentants

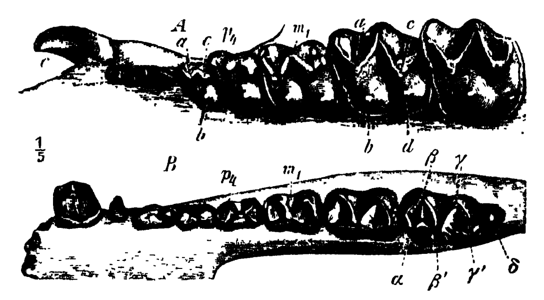


Fig. 517. — *Palæosyops*. — A, mâchoire supérieure de *P. lævidens* Cope. B, mâchoire inférieure de *P. major* Leidy. Bridger (Cope).

aussi en Europe; leurs molaires supérieures, brachyodontes, sont *quadrituberculées* : les deux tubercules externes recourbés à concavité externe, et formant par leur réunion un W, déterminant sur la paroi externe de la dent une arête médiane; les deux tubercules internes sont coniques et nettement distincts. A la mâchoire inférieure, les molaires ont deux

croissants à concavité interne, dont les deux pointes voisines se réunissent dans un tubercule à 2 pointes.

Il existe 4 doigts en avant, et 3 en arrière, tous fonctionnels. Le cerveau très réduit, et la présence d'un troisième trochanter sont des caractères primitifs importants à noter.

Les formes de l'Éocène sont encore peu spécialisées; les prémolaires

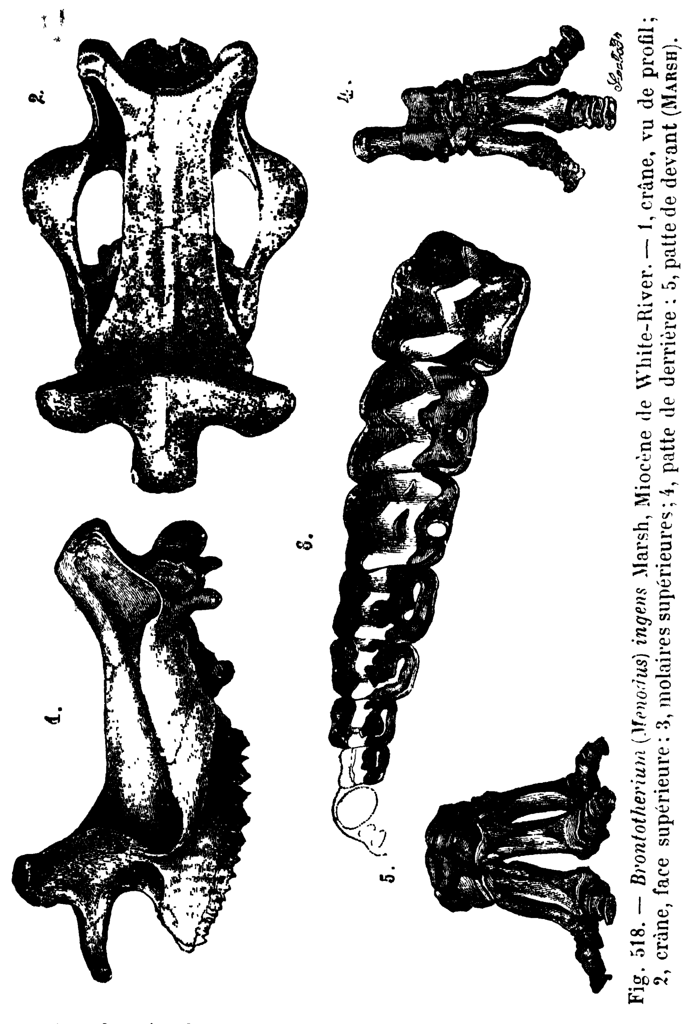


Fig. 518. — *Brontotherium* (*Menodus*) *ingens* Marsh, Miocène de White-River. — 1, crâne, vu de profil; 2, crâne, face supérieure : 3, molaires supérieures; 4, patte de derrière : 5, patte de devant (Marsh).

sont toutes plus simples que les molaires et s'en distinguent assez nettement. La formule dentaire est complète ; les incisives sont bien développées ; la canine relativement forte, et analogue à celle des Carnassiers.

Lambdotherium Cope. $\underline{P_4}$ trituberculaire. Éocène inférieur de Wind-River et du Wasatch.

Palæosyops Leidy. Éocène moyen du Wyoming (fig. 517).

Le genre *Diplacodon* Marsh., où les deux dernières prémolaires supérieures sont semblables aux molaires, nous conduit directement aux types différenciés du Miocène. Il appartient à l'Éocène supérieur de la formation d'Uinta.

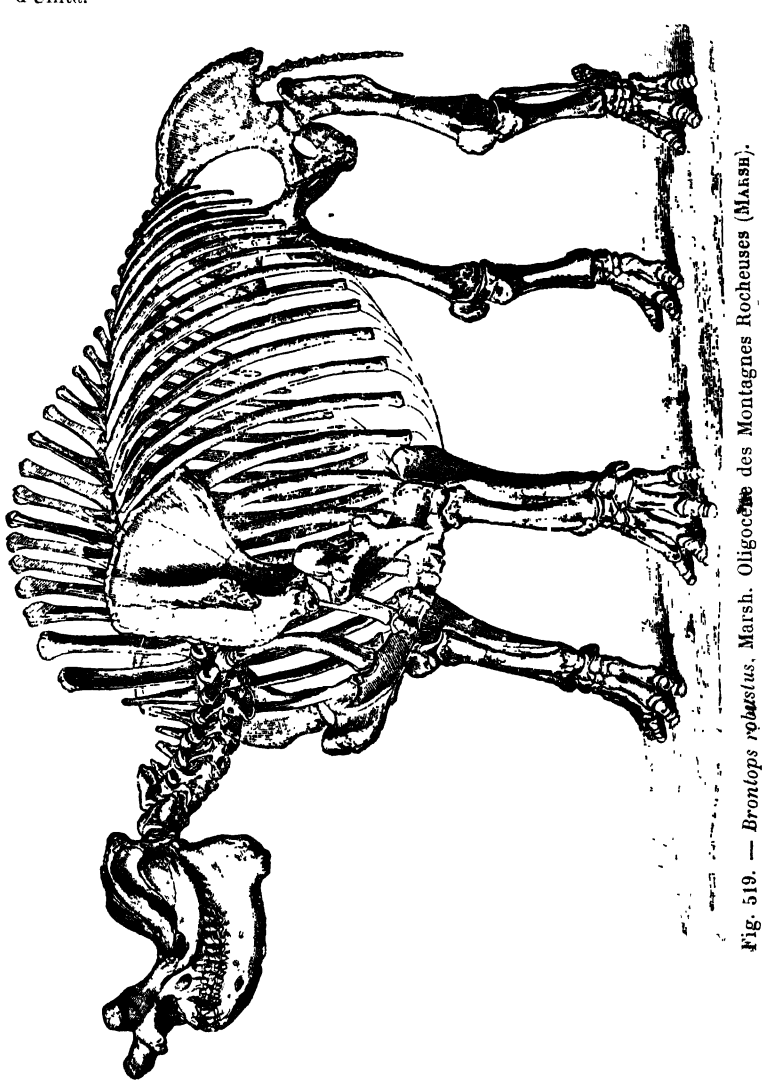


Fig. 519. — *Brontops robustus*, Marsh. Oligocène des Montagnes Rocheuses (Marsh).

Le genre *Titanotherium*, du Miocène de l'Amérique du Nord et de l'Europe (fig. 518 et 519), est remarquablement spécialisé ; il est actuellement connu par des squelettes entiers, dont la taille, de 2^{m},50 de hauteur, atteint presque celle des Éléphants. Le crâne,

très allongé, est presque rectangulaire; il porte, sur la région antérieure, une paire de puissantes protubérances osseuses fronto-nasales. Les nasaux proéminent fortement en avant. Arcade zygomatique remarquablement longue et forte. Orbites absolument confondues avec les fosses temporales. Apophyse postglénoïde très développée. Dentition $\frac{2\text{-}0.1.\ 4.\ 3}{3\text{-}0.1.(4)3.3}$. Les incisives sont très petites, et manquent le plus souvent, notamment chez les vieux individus où les alvéoles mêmes sont oblitérés. Canines courtes, coniques, les supérieures assez fortes. Les prémolaires ne se distinguent plus des molaires; l'ensemble de ces dents forme une série continue, dont la taille et la complication croissent d'avant en arrière. Les supérieures sont 4-tuberculaires, ont deux tubercules externes dont l'ensemble forme un W; à l'intérieur, se trouvent deux petits tubercules coniques, bien distincts dans les molaires, rapprochés et plus ou moins coalescents dans les P. Dans les molaires inférieures, il n'existe que deux cuspides en croissant, M_3 seule a un lobe de plus.

Les membres sont massifs, mais moins que ceux des Proboscidiens. L'humérus est court, mais énorme, avec une puissante crête deltoïde. Radius et cubitus distincts, presque également développés. Le fémur est relativement long, avec un troisième trochanter rudimentaire, et le péroné réduit par rapport au tibia, qui est gros et court.

Titanotherium Leidy doit être considéré comme résumant plusieurs genres qu'on doit tout au plus regarder comme des sous-genres : *Brontotherium* Marsh, *Brontops* Marsh, *Titanops* Marsh (fig. 518 et 519).

Leptodon Gaudry, qui n'est connu que par sa mâchoire inférieure, est un genre très voisin, du Miocène supérieur de Pikermi.

4° FAMILLE. — CHALICOTHÉRIIDÉS.

La dentition n'est pas très différente de celle de la famille précédente; les molaires sont exactement construites sur le même plan; seulement, le tubercule postéro-interne est aplati en une crête oblique, les P supérieures sont plus simples que les molaires, et la troisième molaire inférieure n'a que deux lobes, comme celles qui la précèdent.

Mais ce qui fait l'originalité des fossiles de cette famille est la disposition des doigts, tout à fait exceptionnelle parmi les Ongulés : les trois phalanges présentent, sur leur facette articulaire distale, une profonde encoche; pour les deux premières, l'encoche reçoit la phalange suivante; l'encoche de la dernière est beaucoup plus profonde; la phalange, pointue dans sa figure

générale, est presque bifide ; elles devaient être entourées d'une véritable griffe, propre à fouir et à saisir. Cette disposition est exactement celle des Édentés; aussi, Cuvier, Lartet, Gaudry avaient-ils décrit les membres isolés sous les noms de *Macrotherium*, *Ancylotherium*, *Schizotherium*, comme des Édentés voisins des Pangolins, tandis que la tête, décrite sous le nom de *Chalicotherium*, était rapportée aux Pachydermes.

M. Filhol, en découvrant le squelette complet, a démontré l'identité de ces diverses déterminations. Du reste, la disposition des os, même dans les membres, se rattache plutôt aux Pachydermes, notamment aux Titanothériens, qu'aux Édentés, surtout en ce qui concerne les parties proximales, le carpe et le tarse. La forme même des phalanges terminales se retrouve, bien qu'à un moindre degré, chez les Typothériens et les Hyracoïdes.

Chalicotherium Kaup (*Macrotherium* Lartet) (1) est le type de la famille. Trois doigts aux quatre membres. $\frac{3\text{-}0.1\text{-}0.3.3}{3\text{-}0\ \ 1.\ 3.3}$. Dans les molaires inférieures, brachyodontes, les tubercules internes tendent à se relier par un ruban d'émail aux croissants formés par les tubercules externes. *C. sansannense*, Miocène de Sansan.

Nombreuses formes spécifiques incomplètement connues et décrites sous les noms génériques indiqués plus haut, depuis l'Éocène supérieur (phosphorites du Quercy) jusqu'au Pliocène (couches de Loup-Fork).

5e FAMILLE. — HYRACOTHÉRIIDÉS.

Les trois familles des Hyracothériidés, des Palæothériidés et des Équidés forment un groupe très homogène comprenant les ancêtres du genre actuel *Equus* et les types voisins. L'abondance des formes qui rentrent dans ces deux familles est d'autant plus précieuse que ces formes se déduisent les unes des autres avec la plus grande logique, et constituent le plus bel ensemble généalogique que nous offre l'étude des animaux fossiles. Le mode d'évolution du type Cheval est entièrement connu dans ses grands traits, et les discussions, très vives pourtant, auxquelles donne lieu actuellement la généalogie du Cheval, portent sur des points de détail, relatifs à la filiation des divers genres européens et américains. Au point de vue de la dentition, nous trouvons tous les passages entre la molaire brachyodonte et bunodonte à six tubercules distincts de l'Hyracotherium, et la molaire prismatique, lophodonte, presque sélénodonte, et particulièrement compliquée du Cheval.

(1) D'après M. Deperet, ces deux genres sont assez voisins mais distincts.

Nous pouvons suivre de même la transformation des membres tétra- et tridactyles d'*Hyracotherium* en patte monodactyle réalisée chez le Cheval.

Examinons d'abord les types primitifs exclusivement éocènes qui forment la famille des Hyracothériidés. Ils se rattachent assez facilement, surtout par la structure des molaires, aux Condylarthres, et notamment à *Phenacodus;* mais l'alternance du carpe est complète, et nettement périssodactyle; d'autre part, ils ont tant de rapports avec les Tapiridés primitifs et les Lophiodontidés, que Lydekker les unit à ces derniers, et considère la famille ainsi élargie des Lophiodontidés comme l'ancêtre commun des Tapiridés d'une part, de l'autre des Palæothériidés et des Chevaux.

Les membres sont encore courts et massifs : le radius et le cubitus, à peu près égaux, sont distincts l'un de l'autre; il en

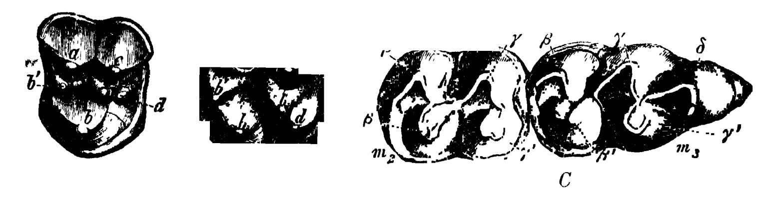


Fig. 520. — Molaires de *Pachynolophus argentonicus* Gerv. Éocène d'Argenton. A, P_4 supérieure ; B, M_1 supérieure ; C, M_2 et M_3 inférieures.

est de même du tibia et du péroné. Il existe quatre doigts au membre antérieur et trois aux membres postérieurs. Les prémolaires inférieures sont plus compliquées, et la dernière au moins est quadrituberculaire comme les molaires. Les molaires sont franchement bunodontes, mais les tubercules, coniques dans les premières formes, ont une tendance à prendre la forme d'un V. Les molaires supérieures ont six tubercules; ceux-ci sont distincts et coniques chez *Hyracotherium ;* les deux tubercules intermédiaires sont plus petits. Ceux-ci se rapprochent des internes chez *Pachynolophus*, et les externes sont munis d'une crête médiane longitudinale qui s'étend de l'un à l'autre. Les tubercules internes prennent la forme de V chez *Propalæotherium*, et les intermédiaires prolongent en une sorte de crête les branches du V.

Les molaires inférieures à quatre tubercules se spécialisent plus rapidement; les deux tubercules internes sont en V chez *Hyracotherium*, et tous les quatre le deviennent chez *Pachynolophus* et *Propalæotherium.*

Hyracotherium Ow., de la taille d'un Renard (fig. 512, B et 521),

comprend douze espèces, depuis l'Éocène inférieur, en Europe (Ay, London-Clay) et en Amérique (Wasatch, Green-River, Bridger). *Eohippus* Marsh, du Wasatch, en est très voisin. *Pachynolophus*

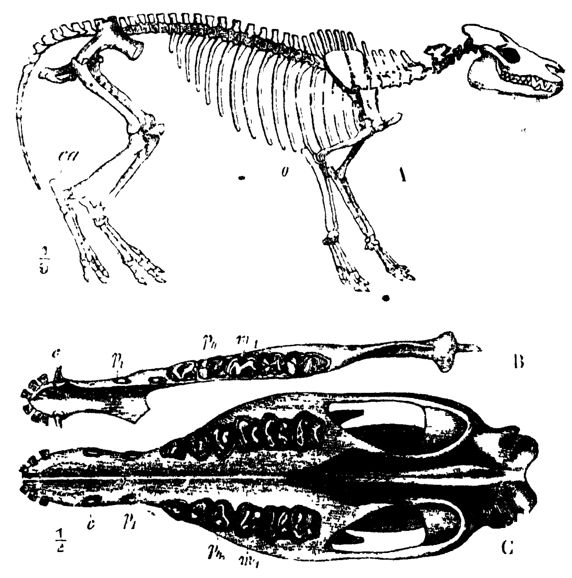


Fig. 521. — *Hyracotherium venticolum* Cope. Éocène (Wasatch) du Wyoming. — A, restauration; *o*, olécrâne; *c*, calcanéum. — B, maxillaire inférieur. — C, crâne vu par dessous (Cope).

Pomel (fig. 520) se rencontre dans l'Éocène de France et d'Amérique. *Propalæotherium* Filh. (Éocène moyen de Paris et de Suisse) a pour équivalent américain *Epihippus* Marsh de l'Uinta.

6e FAMILLE. — PALÆOTHÉRIIDÉS.

Les Palæothériidés représentent un stade plus avancé dans la spécialisation. Il n'existe plus que trois doigts à chaque pied. Au membre antérieur, l'os crochu, par suite de la disparition du cinquième doigt, diminue d'importance, et le grand os prend la prédominance. Chez *Palæotherium*, où subsiste un rudiment du cinquième métacarpien, le grand os est plus petit que l'os crochu. Le cuboïde du tarse qui, dans les formes primitives et chez *Palæotherium*, touche l'astragale, en est tout à fait séparé chez *Anchitherium* et les autres formes. Les deux os du second article des membres sont encore séparés, mais le radius et le tibia ont un volume plus considérable (fig. 512, C, D).

Les orbites sont, en général, assez largement ouvertes, mais

leur contour extérieur tend à se fermer en un cercle incomplet.

Molaires brachyodontes, dont la couronne peut, chez quelques types (*Paloplotherium*), se couvrir d'une légère couche de cément La première prémolaire, encore trituberculaire chez *Palæotherium*, tend à disparaître; elle est très réduite chez *Paloplotherium, Mesohippus* et *Anchitherium*, et peut manquer. Les deux ou trois dernières prémolaires ressemblent aux molaires. Celles-ci, à la mâchoire supérieure, portent deux tubercules externes, fortement courbés en V et unis de façon à constituer un W, formant, sur la paroi extérieure verticale, une crête médiane saillante; les tubercules intermédiaires se réduisent à deux crêtes obliques, rattachant les cuspides internes à la crête externe. Il s'y ajoute deux tubercules supplémentaires issus directement du cingulum: l'un (*a'*, fig. 522) à l'angle antéro-externe, l'autre au milieu du côté postérieur (*parastyle d'*, fig. 524, *B*, *C*). Les mo-

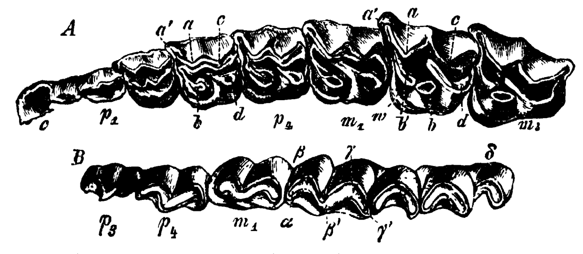


Fig. 522. — *Palæotherium curtum* Cuv. Phosphorites. — A, molaires supérieures; B, molaires inférieures (× 2/3).

laires inférieures portent seulement deux croissants ouverts à l'intérieur, dont les cornes voisines s'unissent en un tubercule commun (*Palæotherium*) ou en deux petits tubercules très rapprochés (*Mesohippus, Anchitherium*, fig. 524, F, β').

Les Palæothériidés commencent en Europe dès l'Éocène moyen, et disparaissent après le Miocène moyen. En Amérique, on ne les a trouvés qu'à partir du Miocène inférieur, mais ils persistent jusqu'au Miocène supérieur.

Palæotherium Cuv. (fig. 512, C et 522). Dents en série continue ou légèrement espacées suivant les espèces. Radius et cubitus presque égaux, mais tibia plus fort que le fémur, cuboïde s'articulant avec l'astragale. La proéminence des os nasaux avait amené Cuvier à dessiner dans la restauration de *Palæotherium* une courte trompe analogue à celle du Tapir; mais M. Gaudry a mis en doute cette affirmation. La restauration de Cuvier est d'ailleurs fautive; la découverte d'un squelette complet montre que l'allure n'est pas massive comme celle du Tapir, le cou est

plus long, le corps plus mince. Le port est celui du Lama. Gypse de Paris, lignites de la Débruge, phosphorites du Quercy, etc. *P. magnum* Cuv., de la taille d'un Rhinocéros. *P. crassum*. *P. medium* Cuv., de la taille du Porc.

Paloplotherium Owen. A la mâchoire supérieure P_1 est rudimentaire et manque souvent, P_2 est unicuspidé; P_3 et P_4 avec trois tubercules bien développés, plus un tubercule postéro-interne rudimentaire; plissement plus considérable des collines. Doigts externes plus grêles. On trouve déjà ce genre dans l'Éocène moyen, mais il abonde surtout dans l'Éocène supérieur, dans les mêmes gisements que le précédent. *P. minus* Cuv. du gypse de Montmartre, de la taille d'un Élan.



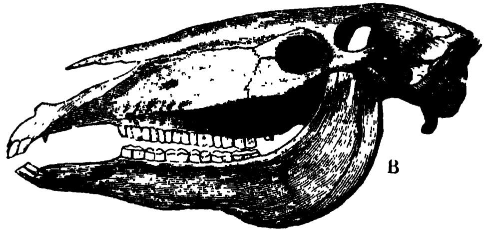


Fig. 523. — A, Crâne de *Palæotherium*. — B, crâne de *Cheval* (Kowalewsky).

Mesohippus Marsh. Incisives sans marque d'émail au milieu. Sauf P_1, qui est très réduite, mais qui cependant a encore deux racines, toutes les P et M sont semblables et portent les six tubercules caractéristiques, les deux externes forment un W, les moyens et les internes distincts, mais alignés en deux crêtes transversales obliques. Rudiment du cinquième métacarpien. Radius et cubitus distincts; péroné en régression. White-River (Oligocène inférieur).

Anchitherium v. Meyer (= *Miohippus* Marsh) est le point de convergence des deux séries Européenne et Américaine (fig. 512, C et 524, A, B, F). Incisives avec une légère marque. Des trois doigts restant aux quatre membres, celui du milieu prend la prédominance absolue, son métacarpien est plus de trois fois plus fort que les autres. Corrélativement le grand os s'élargit et couvre presque la totalité du scaphoïde et du semi-lunaire. Le même développement est à signaler pour le troisième cunéiforme du tarse. Miocène inférieur et moyen de France (Orléans, Sansan, Simorre) et d'Allemagne; Miocène inférieur moyen et supérieur d'Amérique.

7° FAMILLE. — ÉQUIDÉS.

Nous arrivons ici au maximum de spécialisation non seulement de la série que nous suivons en ce moment, mais du groupe des Périssodactyles tout entier. La distinction de cette famille avec la précédente est purement arbitraire; la transition de l'une à l'autre est des plus ménagées. La série des formes qu'elle renferme s'étend depuis le Miocène supérieur jusqu'à l'époque actuelle.

Les membres ont dans les types les plus anciens trois doigts, mais le doigt médian seul touche le sol; les deux autres sont très réduits (fig. 512, *E*, *F*).

Ils sont encore complets chez *Hipparion* et *Protohippus*, où existe même un rudiment du cinquième métacarpien. Dans *Hippidium* Ow. et *Pliohippus* Marsh, ils se réduisent aux métacarpiens, qui ne sont plus que de grêles stylets dans *Equus*. Toutefois il n'est pas rare de trouver actuellement des Chevaux anormaux, qui possèdent des phalanges à un ou deux de ces doigts, ou même présentent des rudiments du cinquième métacarpien. Ce rappel de forme ancestrale a été de bonne heure un puissant argument utilisé par les premiers transformistes.

Cubitus soudé au radius, bien développé dans sa partie supérieure (olécrâne), très réduit ou même disparu dans la portion distale. Péroné réduit à un court stylet attaché à la partie supérieure du tibia.

Incisives usées en biseau, de façon à constituer par leur ensemble une arête tranchante; l'émail forme sur la couronne une profonde involution qui donne sur la surface d'usure un îlot médian d'émail ou *marque* tout à fait caractéristique. Canines très réduites, ainsi que les premières prémolaires; les autres prémolaires semblables aux molaires.

Les molaires (fig. 524) sont absolument prismatiques, sans racines, avec des tubercules extrêmement profonds, dont les vallées sont entièrement remplies de cément.

Dans les molaires supérieures, la paroi externe présente une arête médiane très forte; les tubercules externes (*a*, *c*) et intermédiaires (*b'*, *b''*) sont dilatés en croissants, chaque croissant intermédiaire pouvant être réuni par les cornes au croissant externe correspondant, de façon à former un ⍝ entourant deux îlots de cément qui correspondent aux vallées intertuberculaires. Le tubercule accessoire (parastyle, *d'*) que nous avons vu apparaître au bord postérieur de la dent se soude intimement au tubercule intermédiaire postérieurs. Enfin les deux tubercules internes *b* et *d* restent petits et cylindriques.

Chez *Hipparion* (fig. 524, *D*), le tubercule postéro-interne *d* est réuni au croissant correspondant, mais l'antéro-interne *b* est isolé et montre sur la surface d'usure une section arrondie. Dans les autres formes, les deux tubercules internes se soudent au croissant correspondant. L'antérieure devient elliptique chez *Protohippus ;* ils le sont tous deux chez *Hippidium* et *Pliohippus* et s'allongent davantage dans le sens longitudinal chez *Equus* (*E*).

Les molaires inférieures sont, comme toujours, formées de deux croissants, et à leur point de réunion se trouvent deux tubercules volumineux et distincts (β'), fermant l'ouverture du croissant correspondant et donnant par l'usure des rubans d'émail ressemblant aux boucles d'un nœud. Ces deux tuber-

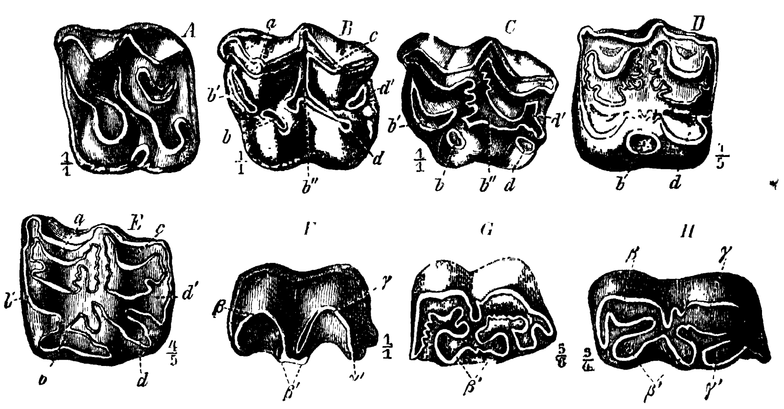


Fig. 524. — Molaires d'Equidés. — A-E, molaires supérieures ; F-H molaires inférieures. — A, F, *Anchitherium aurelianense* Cuv. — B, *A. aurelianense*, molaire de lait. — C, *Merychippus mirabilis* Leidy, molaire de lait. — D, G, *Hipparion gracile* Kaup. — E, H, *Equus caballus* (Gaudry).

cules médians sont en ligne droite chez *Hipparion* (*G*) et forment deux lignes divergentes chez *Protohippus* et *Equus* (*H*).

Les Équidés fossiles sont depuis le Miocène supérieur jusqu'à l'époque actuelle répartis sur l'Europe, l'Asie, l'Afrique et l'Amérique septentrionales. Le genre *Equus* persiste seul.

Hipparion Christol (*Hippotherium* Ow.), de la taille d'un Zèbre, était plus svelte que le Cheval. Il est identique à *Merychippus* Marsh, d'Amérique (Loup Fork). En Europe il a été longtemps considéré comme caractéristique du Miocène supérieur (Mont Léberon, vallée du Rhône, Pikermi). (*H. gracile* Kaup.) Mais M. Depéret a trouvé récemment *H. crassum* dans le Pliocène inférieur de Perpignan. Son existence s'est d'ailleurs continuée pendant tout le Pliocène dans les autres régions.

Protohippus Owen. Pliocène de l'Amérique du Nord.

Pliohippus Marsh et *Hippidium* Ow. du Pliocène, le premier

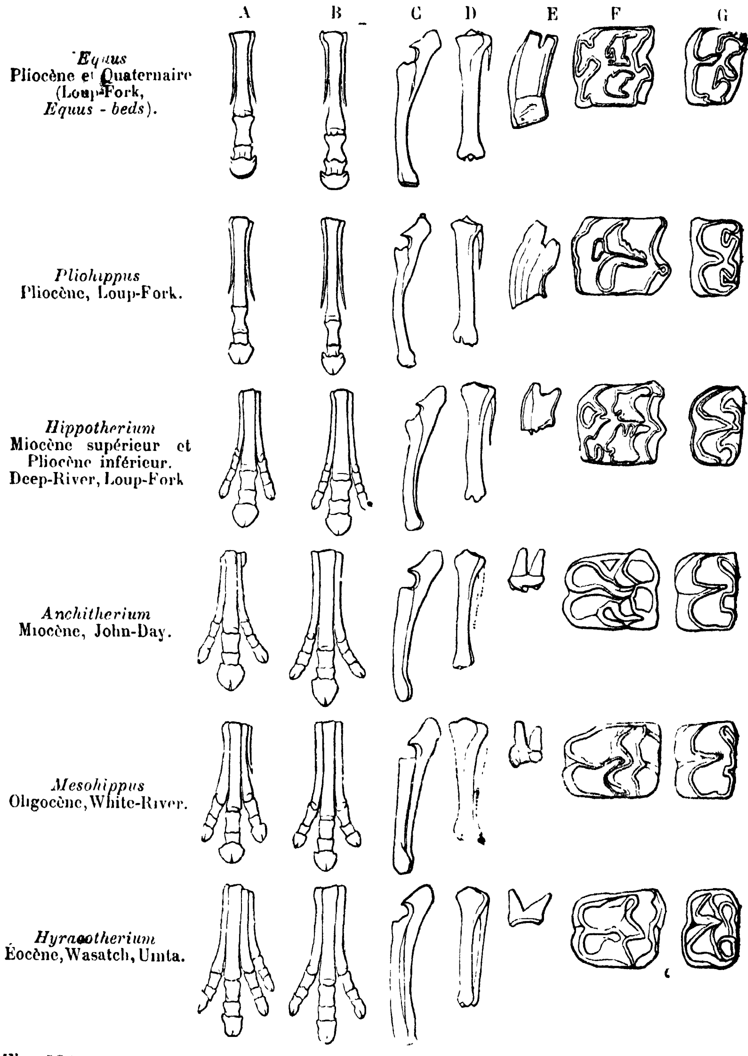


Fig. 525. — Généalogie du Cheval en Amérique, d'après les premiers travaux de MARSH. — A, pied de devant; B, pied de derrière; C, avant-bras (régression du cubitus); D, jambe (régression du péroné); E, molaire supérieure de profil (régression des racines); F, la même, vue de face; G, molaire inférieure.

dans l'Amérique du Nord, le second dans l'Amérique du Sud où il est le plus ancien représentant des Équidés.

Le genre *Equus* L. existe dès le Pliocène dans l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie. On a même signalé son existence à la fin du Miocène supérieur dans les couches des Siwaliks de l'Inde. Il persiste dans ces régions pendant le Quaternaire et se répand en outre en Afrique et dans l'Amérique du Sud. A l'époque actuelle, il n'a persisté à l'état indigène que dans l'ancien monde. A l'époque de la découverte de l'Amérique, il n'y avait plus de Chevaux vivants. Le Cheval a été réintroduit par les conquérants espagnols.

E. excelsus Leidy, *occidentalis* Leidy et *crenidens* Cope, Amérique. *E. sivalensis*, Falc. et Cault. Siwaliks supérieurs de l'Inde. — *E. Stenonis* Cocchi, Pliocène du sud de l'Europe, a probablement donné naissance à l'*E. caballus fossilis*, répandu partout en Europe et dans l'Asie et l'Afrique septentrionales. A l'époque actuelle, le Cheval n'existe plus réellement à l'état sauvage ; il s'est maintenu cependant dans les steppes de la Russie, jusqu'à la fin du XVIIIe siècle, et dans les Vosges jusque vers 1500 (Gérard). Les diverses races de Chevaux paraissent descendre de deux types fossiles distincts ; une race orientale, petite et élancée, et une occidentale, plus grande et plus forte.

Nous avons suivi pas à pas l'évolution du type Cheval. Si nous voulons maintenant donner réellement un arbre généalogique et établir la filiation des divers genres dont nous venons de passer en revue les principaux, nous nous trouvons en présence d'assez grandes difficultés. De là un certain nombre de théories qui ont donné et donnent encore lieu à de vives discussions.

Huxley, Kowalewsky et Gaudry, étudiant les formes européennes, ont montré depuis longtemps les rapports existant entre elles et les ont considérées comme représentant les divers stades de l'évolution phylogénique des Équidés. Les recherches faites en Amérique amenèrent la découverte d'une série beaucoup plus complète de formes montrant une évolution progressive, et Marsh put dresser un nouveau tableau généalogique remarquablement déduit et composé uniquement de types américains. Cope, Wortmann, O. Schmidt et C. Vogt conclurent de ces diverses recherches à l'existence de deux séries distinctes, ayant évolué parallèlement l'une en Amérique l'autre en Europe, partant toutes les deux du genre *Hyracotherium*, et arrivant par des stades à peu près identiques au même genre terminal, *Equus*.

Les recherches critiques plus récentes s'élèvent avec force contre cette double évolution dont le parallélisme absolu est fait pour surprendre, en dehors de toute communication entre les deux centres d'évolution. Cette séparation du reste n'existe pas ; elle est révoquée en doute par les recherches mêmes de la stratigraphie, qui montrent à l'époque tertiaire une large communication entre les deux continents par l'intermédiaire du Kamtschatka et des régions avoisinantes, alors émergées. Schlosser considère l'Amérique comme le véritable pays d'évolution des Équidés (au sens le plus large). Tous les stades possibles y sont représentés depuis les Condylarthres jusqu'au genre *Equus*, avec des transitions tellement ménagées, avec une telle concordance entre l'évolution progressive des types et l'âge stratigraphique des dépôts, qu'il est impossible de ne pas y reconnaître de la manière la plus précise une série réellement généalogique.

Les représentants européens des Équidés seraient dus uniquement à des émigrations qui se seraient produites à diverses époques; les émigrants auraient évolué en Europe parallèlement à leurs congénères d'Amérique, donnant ainsi des rameaux spéciaux, mais ces rameaux se seraient éteints sans aboutir au stade ultime de l'évolution, atteint seulement en Amérique.

Une première émigration est à signaler à l'Éocène inférieur. *Hyracotherium* arrivé en Europe y donne *Pachynolophus*, *Palæotherium* et *Paloplatherium*, rameau qui s'éteint à la fin de l'Oligocène. Pendant cette période *Hyracotherium* donne en Amérique *Orohippus* (= *Pachynolophus*), *Epihippus*, *Mesohippus* et *Miohippus*. Ce dernier émigre en Europe au Miocène et y devient sans grande modification *Anchitherium*. Continuant son évolution en Amérique, *Anchitherium* donne *Merychippus* (Pliocène) qui en émigrant en Europe devint *Hipparion*.

Mais en Amérique pendant le Pliocène *Merychippus* devint successivement *Protohippus* et *Pliohippus* qui émigre dans l'Amérique du Sud et y donne *Hippidium* et enfin *Equus*, qui se répand peu à peu dans l'Europe et l'Asie (Pliocène) et dans l'Amérique du Sud et l'Afrique (Quaternaire).

A l'heure actuelle, la discussion porte surtout sur le point de savoir si *Hipparion* doit être exclu, comme nous venons de l'exposer, de la série généalogique du Cheval ou doit y être maintenu. Cope croit au polyphylétisme terminal des Équidés, *Equus* dérivant dans l'ancien monde d'*Hipparion*, dans le nouveau d'*Hippodactylus*. Mme M. Pawlow et Weithofer l'en excluent, parce que la dentition de l'*Hipparion* est, à certains points de vue, plus spécialisée que celle d'*Equus*, en particulier les rubans d'émail ont des plis plus compliqués que chez *Equus*. La plupart des paléontologistes se rangent à ce dernier avis et admettent pour la généalogie du Cheval la théorie résumée par le tableau suivant où nous indiquons seulement l'époque d'apparition de chaque genre.

Phylogénie des Équidés

Amérique du Nord.			Europe.	
Loup-Fork.	*Equus.*		*Equus.*	Pliocène
—	*Pliohippus.*			
—	*Protohippus.*		——	
—	*Merychippus.*	=	*Hipparion.*	Miocène supérieur.
John-Day.	*Miohippus* = *Anchitherium.*	—	*Anchitherium.*	Miocène inférieur.
White-River.	*Mesohippus*		*Paloplotherium.*	Oligocène et Éocène supérieur.
			Palæotherium.	
Uinta.	*Epihippus.*	=	*Propalæotherium.*	Éocène moyen.
Bridger.	*Orohippus.*			
Wasatch.	*Eohippus.*		*Pachynolophus.*	Argile plastique.
—	*Hyracotherium.*	—	*Hyracotherium.*	
Puerco.	*Phenacodus.*		*Phenacodus* (?)	Ay.
	?			
—	*Protogonia.*	—	*Protogonia* (?)	Soleure.
—	*Periptychus.*			

8° FAMILLE. — LOPHIODONTIDÉS.

Ongulés exclusivement éocènes, appartenant à l'Europe et à l'Amérique du Nord. Ce sont des Ongulés assez primitifs, étroitement alliés aux Tapirs, auxquels Zittel les réunit, mais présentant de nombreux rapports avec les Rhinocéros et les Palæothériidés. Ils descendent sans doute des Hyracothériidés, mais ils sont plus spécialisés, comme le montrent leurs molaires où les tubercules ne sont pas distincts, mais unis entre eux en formant des crêtes allongées (fig. 526).

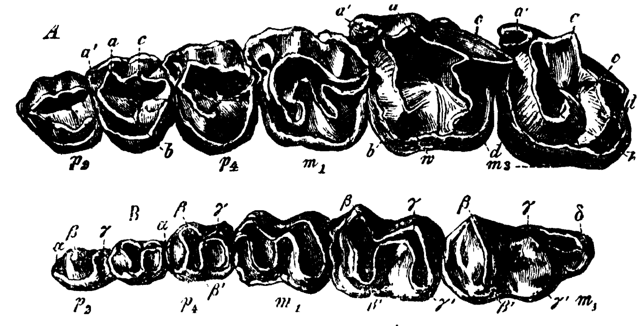


Fig. 526. — A, *Lophiodon isselensis* Cuv. Éocène d'Issel. Molaires supérieures. — B, *L. isselensis* var. *tapirotherium* Filh. Molaires inférieures × 1/2 (Filhol).

D'ailleurs un ensemble de particularités distinctives fait de *Lophiodon* une forme absolument distincte de celles qui l'ont suivie, et qui s'est éteinte sans descendance. A ce titre elle doit former une famille spéciale. Les prémolaires sont toutes plus simples que les molaires et gardent le type trituberculaire. Les molaires ressemblent à celles des Tapirs : elles se composent de 2 tubercules externes distincts (*Heptodon*) ou réunis par une crête en continuité avec la paroi extérieure de la dent, et ne *formant pas d'arête au milieu de cette paroi* (*Lophiodon*), et en outre de 2 crêtes transversales dirigées obliquement et représentant 2 tubercules internes peut-être unis à des tubercules intermédiaires, comme dans *Palæotherium.* A l'angle antéro-externe s'ajoute fréquemment une colonnette indépendante, issue du cingulum, le *parastyle*, et constituant un tubercule accessoire.

Les molaires inférieures diffèrent de celles des Tapirs en ce que les crêtes transversales qu'elles portent sont obliques et non réellement transversales. En outre $\overline{M_3}$ a un troisième lobe très développé.

Heptodon Cope. $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Eocène de Wasatch.
Lophiodon Cuvier. $\frac{3.1.3.3}{3.1.3.3}$. Eocène d'Europe (fig. 526).

9e FAMILLE — TAPIRIDÉS.

Les Tapiridés sont très proches parents des Lophiodontidés et ont sans doute la même origine ; ils en diffèrent surtout par ce que les deux crêtes des molaires inférieures sont à peu près transversales au lieu d'être obliques. $\overline{M_3}$ est dépourvu de 3e lobe.

La formule dentaire est toujours $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$.

Incisives pointues, rapprochées et formant par leur ensemble une arête tranchante ; canines coniques, séparées des prémolaires par un fort diastème. Les prémolaires sont simples ou seulement trituberculaires, dans les formes anciennes ; au contraire dans les formes récentes P_1 seule est trituberculaire ; les trois dernières sont semblables aux molaires.

Les molaires sont toutes quadrituberculaires, avec des crêtes.

Orbites ouvertes en arrière ; nasaux volumineux et prolongés en avant dans les espèces anciennes. Chez les Tapirs, ils sont courts et espacés des maxillaires, laissant une place pour la courte trompe qui prolonge le nez. Pattes massives ; fémur avec un troisième trochanter peu développé, os de la jambe et de l'avant-bras distincts et également développés, 4/3 doigts.

Les Tapiridés ont débuté à l'Eocène et se sont perpétués jusqu'à l'époque actuelle, mais leur histoire est très particulière au point de vue de leur répartition géographique. Jusqu'au Pliocène, ils ont été localisés dans l'Amérique du Nord et dans l'Europe, donnant naissance à deux séries parallèles aboutissant au genre *Tapiravus* en Amérique, au genre *Tapirus* en Europe. Au moment de l'époque quaternaire, le genre *Tapirus*, seul persistant, émigre dans l'Asie occidentale et dans l'Amérique méridionale, où il est encore représenté, et disparaît complètement dans ses régions originelles. Dans les types éocènes, les prémolaires sont différentes des molaires.

Lophiodochœrus Lem. de la faune Agéienne fait le passage aux Lophiodontes. On n'en connaît que la mâchoire inférieure. C'est la plus petite espèce. Les P sont unicuspidées, les molaires allongées.

Systemodon Cope. Éocène de Wasatch. Intermédiaire entre *Hyracotherium* et les Tapirs.

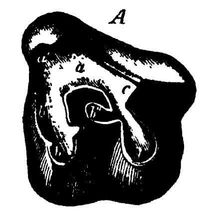
Hyrachius Leidy. P_1 unicuspidée, les autres trituberculaires ; mais tandis que le tubercule interne est isolé dans P_2, il est relié pour les deux autres aux tubercules externes, par deux

crêtes formant un V. C'est un pas de plus fait dans la complication des molaires. Ce genre surtout américain est aussi, d'après Filhol, représenté en Europe, où il est identique au genre *Protapirus* Filh. des Phosphorites du Quercy (*H. priscus* F.).

Dans le Miocène et le Pliocène, les Tapiridés sont représentés en Amérique par *Tapiravus* Marsh, en Europe par *Tapirus* Cope, qui sont sans doute identiques. Les prémolaires postérieures sont semblables aux molaires *T. arvernensis* Croiz. et Job. Pliocène d'Issoire.

10e FAMILLE. — RHINOCÉROTIDÉS.

Les Rhinocérotidés sont voisins des Tapiridés; comme chez ces derniers, les molaires supérieures ont une paroi externe lisse, sans la crête médiane si caractéristique des Équidés (fig. 527). Cette paroi est en rapport avec les tubercules externes, unis en une seule crête longitudinale. Les tubercules internes (*b*, *d*) unis aux intermédiaires, forment deux crêtes transversales, un peu obliques; souvent, toutefois, le tubercule intermédiaire postérieur (*b''*) est situé en avant de la crête postérieure et forme comme un diverticule de celle-ci. Un tubercule supplémentaire (*a'*) s'ajoute à l'angle antéro-externe et forme en ce point une crête saillante très visible sur la face externe lisse de la dent. C'est encore là un point de ressemblance avec les Tapiridés, et notamment avec le genre *Hyrachius* qu'on s'accorde à regarder comme le plus voisin de la souche ancestrale des Tapiridés.



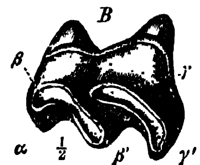


Fig. 527. — A, *Aceratherium incisivum* Cuv. Miocène de Winterthur. Molaire supérieure. — B, *A. lemanense* Pom. Miocène inf. d'Auvergne; Molaire inférieure (GAUDRY).

Les molaires inférieures présentent deux crêtes plus ou moins arquées ou repliées en croissant, la postérieure atteignant, par sa corne antérieure, la crête antérieure. Ce qui distingue surtout les Rhinocérotidés des Tapiridés, c'est une tendance à la réduction dans le nombre des dents, notamment dans les canines et les incisives. Dans les genres primitifs, elles sont déjà très réduites; elles manquent plus ou moins dans les genres spécialisés.

Beaucoup de genres relativement récents sont munis de cornes nasales, reconnaissables sur le crâne par les protubérances destinées à les supporter. Orbites incomplètes; fosse temporale très

allongée. Cou court et membres trapus (sauf chez *Hyracodon* qui a une allure générale plus élancée). Radius et cubitus distincts et égaux. 4 ou 3 doigts en avant, 3 en arrière.

Les Rhinocérotidés paraissent originaires de l'Amérique du Nord, où ils ont apparu à l'Eocène moyen (Bridger).

A partir de l'Oligocène, ils arrivent sur l'ancien continent (*Acerotherium*). L'Inde et l'Afrique, aujourd'hui patries exclusives des Rhinocéros, n'ont été occupées, la première qu'au Miocène et la seconde qu'à l'époque actuelle (?).

Un premier groupe, comprenant des formes anciennes et primitives, comprend les Rhinocérotidés à dentition complète, mais où les incisives sont déjà réduites. Ils se rattachent nettement aux Tapiridés, auxquels Döderlein les réunit, mais ils en diffèrent par l'obliquité des crêtes transversales des molaires supérieures, et surtout par la réduction des incisives et des cornes. Les canines, bien développées chez *Amynodon* Marsh (Eocène du Wyoming et de l'Uinta), deviennent très faibles chez *Hyracodon* Leidy, de l'Oligocène (White-River). En même temps la crête sagittale du crâne diminue, ce qui fait le passage aux *Rhinocérotinés*, où elle manque complètement.

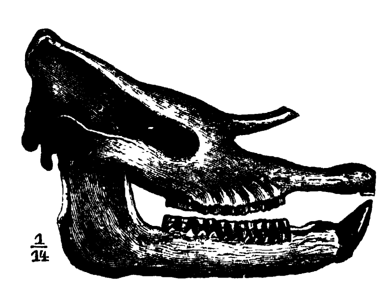


Fig. 528. — *Aceratherium incisivum* Cuv. Pliocène d'Eppelsheim.

Les *Rhinocérotinés* n'ont plus de canines supérieures ; le nombre des incisives est au plus de deux à la mâchoire supérieure, de 1 à l'inférieure.

1° Les Rhinocéros sans cornes, les *Aceratherium* (fig. 527 et 528) sont les premiers apparus : $\frac{2.\ 0.\ 4.\ 3}{1.\ 1.\ 3.\ 3}$. 4/3 doigts. Ils apparaissent dans l'Oligocène en Europe et en Amérique, et se prolongent jusqu'au Pliocène (*A. incisivum* Cuv.). Ils passent dans l'Inde au Miocène supérieur pour disparaître aussitôt après le Pliocène.

Aphelops Cope, Miocène de Loup Fork, est plus spécialisé ; il n'y a plus que $\frac{1\text{-}0}{1}$ incisives et 3 doigts aux quatre membres.

2° *Diceratherium* Marsh est un petit groupe sans doute exclusivement américain avec $\frac{1.\ 0.\ 4\ 3}{1.\ 1.\ 3\ 3}$, caractérisé surtout par la présence de deux cornes disposées symétriquement sur les os nasaux. 4/3 doigts. Miocène de John-Day River (Oregon).

3° *Rhinoceros* (fig. 529) renferme toutes les formes munies en général de 2 cornes impaires (placées l'une derrière l'autre) ou d'une seule corne, dans *Rhinoceros* sens. str.

Dihoplus Brandt est le moins spécialisé, car les prémolaires sont plus simples que les molaires. Miocène moyen de Sansan (*Rh. sansaniense* Lartet) et Miocène supérieur d'Eppelsheim, de Pikermi et de Samos (*Rh. Schleirmachi* Kaup.)

Ceratorhinus Gray. Prémolaires et molaires semblables. $\frac{1.0.4.3}{1.1.4.3}$. Miocène

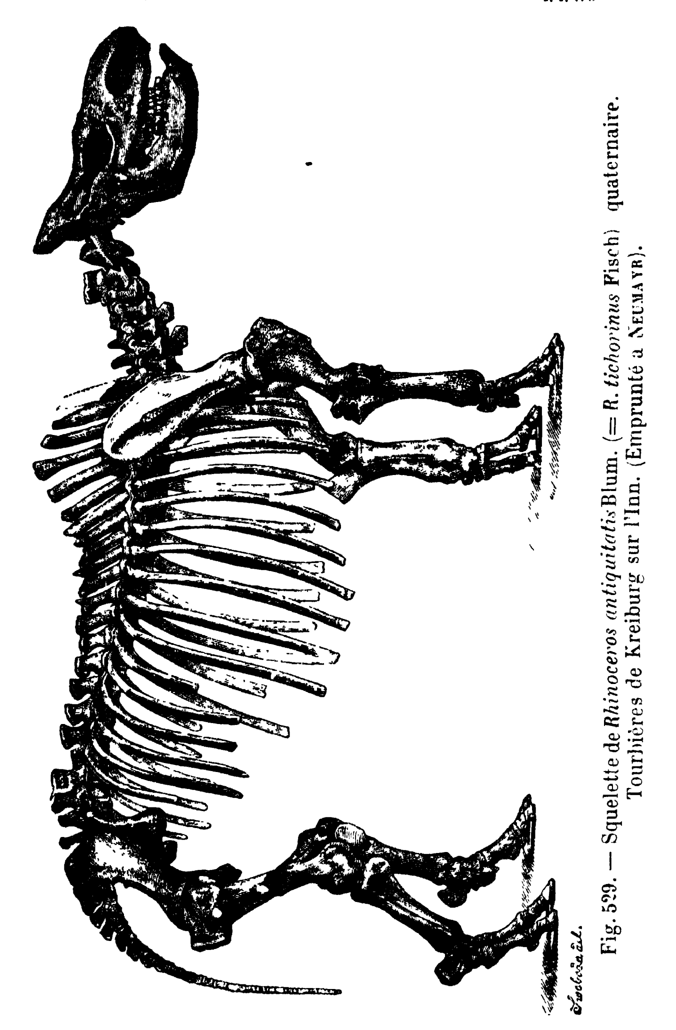


Fig. 529. — Squelette de *Rhinoceros antiquitatis* Blum. (= *R. tichorinus* Fisch) quaternaire. Tourbières de Kreiburg sur l'Inn. (Emprunté à Neumayr).

et Pliocène de l'Inde. Vivant à Sumatra et dans l'Asie méridionale. *Rh. sumatrensis*. *Rhinoceros* Gray. Comme le précédent, mais 1 seule corne. Couche des Siwaliks. *Rh. palæindicus*. Vivant dans l'Inde et les îles de la Sonde. *Rh. unicornis* L.

Atelodus Pomel $\frac{0.0.4.3}{0.0.4.3}$. Plus d'incisives ni de canines. Septum nasal non ossifié. Miocène supérieur de Pikermi et Samos. *Rh. pachygnathus* Wagner; Pliocène d'Europe. *Rh. leptorhinus* Cuv. Vivant en Afrique. *Rh. africanus* Cuv.

Cœlodonta Bronn $\frac{0.0.4.3}{0.0.3.3}$. Plus d'incisives ni de canines. Un fort septum nasal osséfié. Pliocène supérieur de Perrier. *Rh. etruscus* Falc. Quaternaire d'Asie et d'Europe. *Rh. antiquitatis* Blumb. (= *Rh. tichorhinus* Fisch.); (fig. 529). On en a trouvé des cadavres entiers, avec les parties molles et les poils dans les glaces de Sibérie entre la Léna et l'Iénisséi. Le Musée de Saint-Pétersbourg en possède d'importantes parties. Ils étaient couverts d'une épaisse toison, et les débris trouvés dans leurs molaires montrent qu'ils se nourrissaient de Conifères et d'herbes.

4° Un dernier type de Rhinocérotidé est le genre *Elasmotherium* Fischer du Quaternaire de la Sibérie et de la Russie méri-



Fig. 530. — *Elasmotherium sibiricum* Fisch. Quaternaire de Russie. — A, B, molaires supérieure et inférieure. — C, crâne; *h*, surface d'insertion de la corne.

dionale. Une seule espèce (fig. 530). C'est le plus spécialisé de tous les Rhinocéros. Les prémolaires sont elles-mêmes réduites à 2 : $\frac{0.0.2.3}{0.0.2.3}$. Les dents sont prismatiques, et les rubans d'émail qui résultent de l'usure présentent un plissement extraordinairement compliqué. Le squelette est massif; le frontal présente une énorme protubérance, qui portait sans doute une corne puissante. Une autre très petite se trouvait sur les nasaux. Septum nasal fort et entièrement ossifié. Taille énorme : le crâne a presque un mètre de long.

11e Ordre. — ARTIODACTYLES.

Ongulés à carpe et tarse alternés. Doigts en nombre pair en général. Dans tous les cas, les doigts III *et* IV *sont égaux et prépondérants. Molaires en général quadrituberculaires, bunodontes ou sélénodontes.*

L'ordre des Artiodactyles, si intimement lié aux Périssodactyles que Cope les réunit dans son groupe des Diplarthes, n'est pas moins riche en formes que l'ordre précédent; mais plus heureux dans sa destinée, il est à l'heure actuelle représenté par de nombreuses espèces très variées et répandues dans toutes les parties du monde. On a invoqué pour expliquer cette per-

sistance remarquable, la forme de la dentition, qui, dérivant du type bunodonte pur, est plus facilement perfectible, mieux susceptible de se plier aux diverses adaptations que le type lophodonte qui s'est manifesté de très bonne heure dans la série des Périssodactyles. Cette explication semble peu plausible. Car les formes d'Artiodactyles qui ont le mieux persisté appartiennent aux Ruminants, c'est-à-dire à des formes de dentition lophosélénodonte caractérisée.

La conservation de ces types s'explique bien mieux par la remarquable adaptation de leur appareil digestif, qui leur permet d'accumuler très rapidement dans leur panse une grande quantité de nourriture — nécessité absolue pour des herbivores, les aliments végétaux contenant une forte proportion de matière non nutritive (cellulose, etc.,) et de la mâcher ensuite à loisir par la rumination, quand ils ont gagné leur retraite et qu'ils se sont mis en sûreté à l'abri des Carnivores. D'autre part les types omnivores sont pour la plupart remarquablement armés pour la défense, leurs canines ou leurs cornes constituant en général des armes redoutables que ne possèdent pas les Périssodactyles.

Adaptation des membres. — Les Artiodactyles peuvent sans doute se rattacher aux Condylarthres, moins nettement toutefois que les Périssodactyles ; car on ne trouve pas dans ce groupe primitif de type où les doigts III et IV soient identiquement développés. C'est là en effet le caractère absolu des Artiodactyles. La composante du poids du corps relativement à chaque pied passe non pas par un doigt, mais entre deux doigts. Ces deux doigts supportent donc une charge égale ; ils sont par suite également développés; les doigts placés à côté (II et V) sont plus courts et plus grêles, ils entrent en régression, et disparaissent dans les types les plus récents. Tous les stades de la régression sont représentés : 1° réduction des doigts ; 2° disparition des doigts, mais persistance des métapodiaux ; 3° régression des métapodiaux ; 4° réduction des métapodiaux à de courts stylets représentant soit l'extrémité proximale, soit l'extrémité distale, soit les deux à la fois. Ce mode de régression n'est pourtant pas absolument général, on trouve en effet un certain nombre de Ruminants qui possèdent des doigts latéraux sans métacarpiens correspondants.

Un seul type nous montre la persistance du 1er doigt. C'est *Oreodon*. Partout ailleurs il n'en reste plus trace, non plus en général que du trapèze, pièce correspondante du carpe.

Le *carpe* présente comme chez les Périssodactyles un arrange-

ment alterné. Les relations du carpe avec les métacarpiens peuvent se faire suivant deux modes fort différents. Dans les types anciens les pièces du carpe suivent la réduction des métacarpiens, et les 3e et 4e métacarpiens continuent à s'articuler seulement

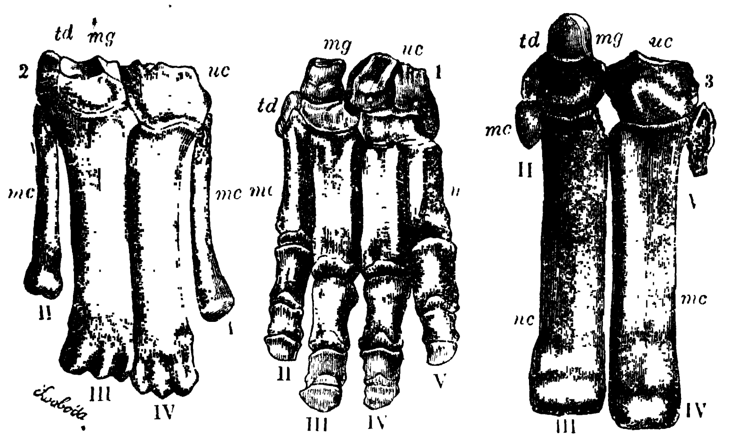


Fig. 531. — Réduction des Métacarpiens chez les Artiodactyles. — 1, *Hippopotamus ;* 2, *Dicotyles* (Pécari) ; 3, *Elotherium* ; *mc*, métacarpiens ; *td*, trapézoïde ; *mg*, grand os ; *uc*, unciforme ou os crochu (KOWALEWSKY).

avec leurs pièces carpiennes, c'est-à-dire respectivement le grand os et l'os crochu. C'est le mode que Kowalewsky désigne sous le nom de *réduction inadaptative* (fig. 531, 3, fig. 533). A partir

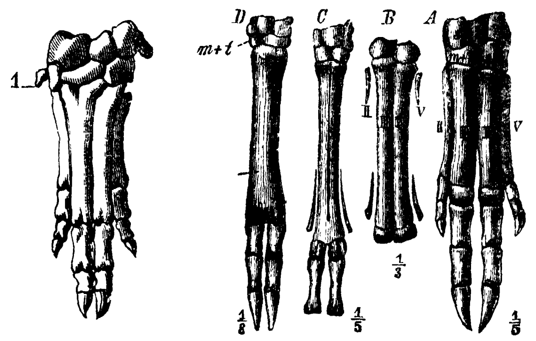


Fig. 532. — Pied antérieur d'Artiodactyles. — 1, *Sus scrofa* L. Actuel. — A, *Hyæmoschus aquaticus* Ogl. Actuel. — B, *Gelocus communis* Aym. Oligocène. — C, *Cervus elaphus* L. Actuel. — D, *Tragoceras amaltheus* Gaud. Pliocène. — *s*, scaphoïde ; *l*, semi-lunaire ; *p*, pyramidal ; *t*, trapèze ; *m*, grand os ; *u*, unciforme ; II-V, métacarpiens (GAUDRY).

du Miocène, toutes les formes présentant ce mode avaient disparu, pour être remplacées par les formes à type *adaptatif*, chez lesquelles les métacarpiens III et IV s'élargissant à leur

extrémité proximale rejetaient latéralement les autres métacarpiens pour prendre aussi insertion sur leurs pièces carpiennes; le pied gagne ainsi en stabilité. Tous les Artiodactyles actuels ont le type adaptatif (fig. 531, 1, 2).

La stabilité est encore assurée par la soudure fréquente des deux métacarpiens en un seul os, l'*os canon ;* de semblables soudures se voient aussi au carpe et au tarse ; trapézoïde et grand os, cunéiformes, cuboïde et scaphoïde du tarse. Astragale avec une tête trochléenne proximale. Fémur avec 2 trochanters seulement.

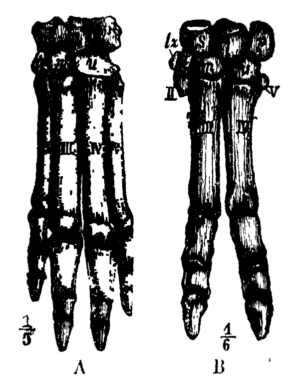


Fig. 533. — Patte antérieure : A, *Hyopotamus;* B, *Anoplotherium*. Gypse de Paris.

Dentition. — Les Artiodactyles primitifs ont 44 dents à peine séparées ou rapprochées en rangée continue.

Les incisives sont primitivement pointues et ont le type très généralisé déjà trouvé chez les Condylarthres et les Périssodactyles primitifs ; mais plus tard elles se spécialisent ; elles sont pointues et fortes chez les Hippopotamidés, mais chez les Suidés, elles s'allongent fortement et s'aplatissent, devenant tranchantes comme une lame. Il en est de même chez les Ruminants.

Quant aux supérieures, elles disparaissent complètement chez les Cervicornes et les Cavicornes (Ruminants proprement dits).

La canine, primitivement peu différente des incisives et des molaires, se transforme en défense chez les Hippopotamidés, les Suidés, et chez les Ruminants sans cornes (Tragulidés). Chez les Ruminants, elles disparaissent à la mâchoire supérieure, tandis qu'à l'inférieure, elles viennent s'ajouter à la série des incisives.

A la différence des Périssodactyles, les prémolaires des Artiodactyles restent toujours différentes des molaires. Ce n'est qu'assez rarement que P_4 prend la forme d'une molaire. Les prémolaires sont au plus trituberculaires ; très souvent, surtout dans les formes simples, elles sont allongées en forme d'une simple crête; chez les types sélénodontes élevés, elles affectent la forme d'une molaire réduite à sa moitié antérieure. P_1 prend parfois la forme d'une canine, plus souvent elle disparaît, augmentant encore la large barre qui s'étend en arrière de la canine et qui est due surtout à l'allongement des mâchoires.

Les molaires ne sont trituberculaires que dans le genre paléo-

cène *Pantolestes*. Partout ailleurs elles sont quadrituberculaires. Il peut d'ailleurs s'y ajouter un ou plusieurs cuspides accessoires, qui viennent compliquer la structure de la dent. On trouve dans les Artiodactyles des types à molaires bunodontes, à molaires buno-lophodontes, c'est-à-dire à cuspides en forme de V, et enfin des molaires sélénodontes à tubercules en croissant. Les croissants s'ouvrent à l'extérieur pour les molaires supérieures, à l'intérieur pour les inférieures. Les tubercules internes sont

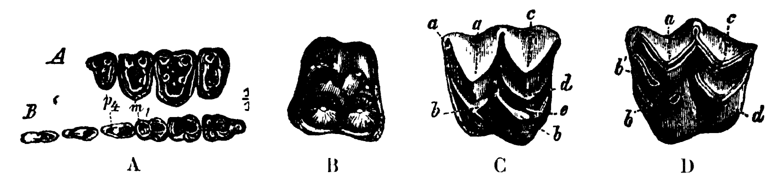


Fig. 534. — Molaires d'Artiodactyles. — A, *Pantolestes brachystomus* Cope Wasatch. *A*, molaires supérieures; *B*, molaires inférieures. — B, molaire inférieure de *Dichobune leporina* Cuv. Gypse de Paris (1/2). — C, molaire supérieure de *Cænotherium commune* Brav. Phosphorites (3/1). — D, molaire supérieure de *Diplobune secundaria* Cuv. Phosphorites (3/4).

souvent en retard sur les externes; ils peuvent encore être coniques ou allongés, alors que les externes sont en croissants. L'union des divers tubercules ou croissants peut être plus ou moins complète. $\overline{M_3}$ a presque toujours un troisième lobe; $\underline{M_3}$ est souvent plus grande, mais jamais plus petite que les autres molaires.

Classification. — Les Artiodactyles ne comprennent pas moins de 12 familles qui présentent une variété plus grande que celles des Périssodactyles. Par contre, leurs rapports sont moins nettement établis que ceux des familles de Périssodactyles. Les formes de passage nous manquent presque complètement, et nous en sommes réduits à des hypothèses plus ou moins hasardées pour expliquer les relations phylétiques des animaux de cet ordre. On peut proposer toutefois un groupement de ces familles en six sous-ordres de la manière suivante :

1° Il faut mettre tout à fait à part le genre *Pantolestes* qui doit former à lui seul non seulement une famille spéciale, mais un sous-ordre particulier, le s-o. des *Pantolestiens*. C'est de beaucoup le plus primitif des Artiodactyles, peut-être doit-on le regarder comme le seul représentant connu d'un groupe qui avait donné naissance à tous les autres Ongulés à doigts pairs.

2° Le sous-ordre des *Anthracothériens* qui ne renferme lui aussi que la famille des *Anthracothériidés*. Leurs canines saillantes, leurs incisives pointues et dirigées en avant, les rattachent aux Sui-

diens, et c'est certainement dans ce groupe qu'il faut rechercher les ancêtres des Porcins et des Hippopotames. Mais la structure buno-lophodonte des molaires de beaucoup de types indique une spécialisation dans un sens un peu différent; les formes ancestrales sont communes, mais les différences d'adaptation nécessitent pour les Anthracothériens et les Suidiens la création de deux sous-ordres distincts.

3° Les *Suidiens* comprennent les deux familles des *Suidés* et des *Hippopotamidés*, qui dans leur dentition comme dans leur organisation générale présentent l'indice d'une réelle parenté.

4° Les *Anoplothériens* sont à la série des Artiodactyles herbivores ce que les Anthracothériens sont aux Suidés. Les deux groupes, très primitifs l'un et l'autre, présentent un certain nombre de caractères communs, mais la forme tranchante des incisives, leur disposition en rangs serrés, formant une sorte de couteaux, le peu de développement des canines, sont autant de traits qui spécialisent les Anoplothériens dans le sens qui va s'accentuer chez les vrais Ruminants.

Les Anoplothériens comprennent 3 familles: les *Anoplothériidés*, les *Dichobunidés*, et les *Xiphodontidés*.

5° Les *Caméliens* ne constituent peut-être pas un sous-ordre bien naturel. Il renferme les *Camélidés* et les *Oréodontidés*, les seules familles d'Artiodactyles qui aient eu en Amérique un développement considérable.

6° Par contre le sous-ordre des *Ruminants proprement dits* ou Boïdiens constitue une division très naturelle, déjà individualisée par Linné et Cuvier et caractérisée non seulement par la structure de l'estomac, mais encore par la constitution de la mâchoire et des pattes. On peut le diviser en 4 familles: les *Tragulidés*, les *Cervicornes* ou *Cervidés*, les *Cavicornes* ou *Bovidés* et les *Protocératidés*.

Les Artiodactyles sont aussi abondants à l'époque tertiaire dans l'ancien continent que les Périssodactyles l'étaient dans le nouveau à la même époque.

1er SOUS-ORDRE. — PANTOLESTIENS.

Le genre *Pantolestes* Cope, qui forme à lui seul cet ordre doit être considéré comme le plus rapproché de la forme ancestrale de tous les Artiodactyles: par ses molaires supérieures *bunodontes* et trituberculaires; (fig. 534). Les deux tubercules externes sont coniques; le tubercule interne est comprimé, et recourbé en fer à cheval de façon à rejoindre les deux tubercules externes. Les molaires postérieures possèdent au centre deux tubercules intermédiaires, elles sont donc quinquetuberculaires. Molaires inférieures quadrituberculaires, les externes en croissants. On ne connaît que les molaires et une partie de la patte postérieure — Wasatch et Bridger.

2e SOUS-ORDRE. — ANTHRACOTHÉRIENS.

Ce sous-ordre ne renferme qu'une famille, celle des ANTHRACOTHÉRIIDÉS.

Cette famille renferme un petit nombre d'Artiodactyles, dont l'origine est assez obscure, mais que certains auteurs croient pouvoir rattacher directement aux Condylarthes. Ils peuvent être considérés comme plus rapprochés de la source ancestrale des Artiodactyles non ruminants, les Suidés et les Hippopotamidés, tandis que les Anoplothériens, qui forment une série parallèle, sont les ancêtres des Ruminants.

Ils présentent tout d'abord un grand nombre de caractères en commun avec les Anoplothériens : les pièces du carpe, du tarse et du métapodium sont parfaitement distinctes, et ces

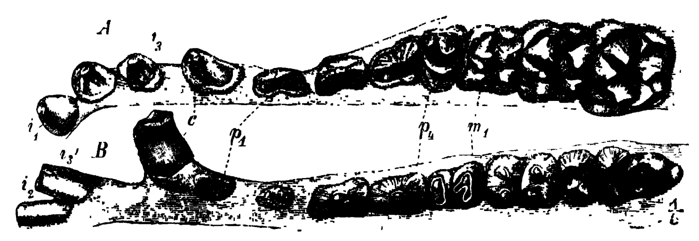


Fig. 535. — *Anthracotherium alsaticum* Cuv. Phosphorites. — A, mâchoire supérieure ; B, mâchoire inférieure.

dernières se trouvent en face des pièces carpiennes et tarsiennes qui leur correspondent (réduction inadaptative) (fig. 533).

Le 1er doigt seul est rudimentaire, représenté par un métacarpien (*Hyopotamus*) ou tout à fait absent. Les 2 doigts médians sont toujours plus grands et plus forts que les 2 doigts latéraux.

Le crâne est bas et allongé, à orbites incomplètement fermés. La dentition est pleine et complète : Les incisives sont pointues, fortes et dirigées en avant, les canines sont fortes et très saillantes, caractères importants et établissant une distinction très nette avec les Anoplothériens, dont les incisives sont plus ou moins taillées en biseau, et les canines petites, l'inférieure semblable aux incisives; les deux groupes présentent ainsi déjà les caractères qui vont séparer nettement les groupes spécialisés : Ruminants et Suidiens, auxquels ils sont respectivement alliés.

Les molaires supérieures construites sur ce plan sont tout à fait semblables à celles des Anoplothériens. Elles sont typique-

ment quadrituberculaires, mais un tubercule accessoire s'interpose entre les deux cuspides antérieurs. Primitivement ces 5 tubercules sont coniques, mais ils tendent à se recourber en V ou en croissants, surtout les externes. Les molaires inférieures

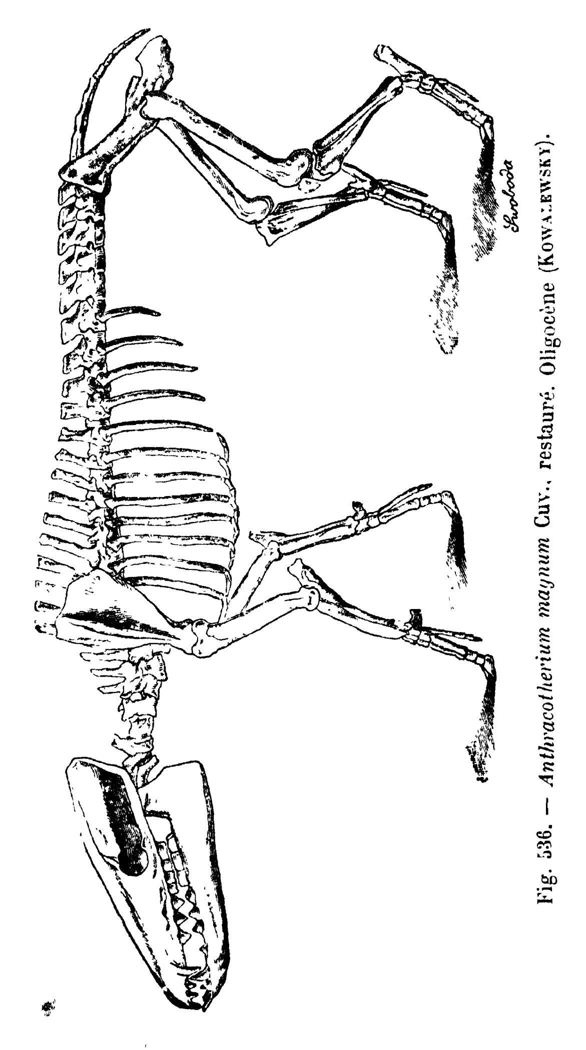


Fig. 536. — *Anthracotherium magnum* Cuv., restauré. Oligocène (Kowalewsky).

ont 4 tubercules, les deux externes comprimés longitudinalement ou en croissants, les internes coniques. P unicuspidées, très simples, coniques, courtes; la dernière un peu plus compliquée, bicuspidée.

Les Anthracothériens sont postérieurs aux Anoplothériens;

ils ne débutent que dans l'Éocène supérieur, et s'éteignent au Miocène.

Anthracotherium Cuv. (fig. 533, A, 535 et 536). Crâne allongé, mais massif, rappelant celui des Suidés. Léger diastème entre les canines et les prémolaires. Éocène supérieur, *Oligocène*, + Miocène supérieur.

Hyopotamus Owen (fig. 533, A). Museau extrêmement allongé, mince, nécessitant la présence de trois diastèmes. Éocène supérieur, Oligocène.

3e SOUS-ORDRE. — SUIDIENS (*PACHYDERMES pro parte*).

Dentition complète : $\frac{3(2)\ 1\ 4(3)\ 3}{3(1).1.4(3).3}$, canines proéminentes, généralement développées en défenses, incisives pointues, prémolaires simples à 1 ou 2 cuspides, mais tendant dans les formes les plus récentes à ressembler aux molaires. Molaires quadrituberculaires, à tubercules coniques, peu saillants, souvent couverts de tubercules accessoires. Pièces du carpe et du tarse distinctes, métacarpiens non soudés. Ordinairement 4 doigts (rarement 2) Le 1er doigt manque toujours.

Ce sous-ordre comprend les *Suidés* et les *Hippopotamidés*. Mais ces derniers, réduits à un seul genre, présentent une spécialisation particulière, qui les écarte du type évolutif des Suidés. Ceux-ci au contraire sont particulièrement intéressants au point de vue de l'évolution, leurs formes, assez nombreuses, s'étendant sans discontinuité de l'Éocène à l'époque actuelle.

Les *Suidés* primitifs se rattachent assez nettement aux *Anthracothériens*, et ces deux groupes descendent bien certainement d'une souche commune. Mais il n'est pas possible de considérer les Anthracothériens comme les ancêtres mêmes des Suidés, car leurs molaires, buno-lophodontes, sont plus spécialisées que celles des Suidés, simplement bunodontes.

1re FAMILLE. — SUIDÉS.

Les 2 doigts médians sont constamment plus longs et plus forts que les 2 latéraux, qui peuvent parfois disparaître à peu près complètement (*Entelodon*). Dans les genres anciens (*Chœropotamus*, etc.), la réduction suit le mode inadaptatif, le 3e métacarpien ne touche pas le trapézoïde, et s'articule seulement au grand os et un peu à l'os crochu; dans les formes plus récentes (*Dicotyles*, *Sus* et les genres voisins), la réduction devint adaptative : le 3e métacarpien s'articule non seulement aux grands os mais au trapézoïde, le second métacarpien étant

rejeté latéralement en arrière (fig. 531, 2). Le crâne, assez haut dans sa partie occipitale, est notablement allongé, et sa surface supérieure s'étend droit de la partie postérieure au bout du museau (fig. 536). L'orbite n'est en général pas close en arrière. Arcade zygomatique puissante et assez écartée du crâne, qui est lui-même resserré et ne laisse qu'une étroite place au cerveau. La mandibule à angle inférieur arrondi non saillant.

La dentition primitive est $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Elle tend à se réduire dans les formes plus récentes: $\frac{2.1.3.3}{3.1.3.3}$ chez *Dicotyles*. La série des dents est continue dans les genres anciens (*Chœropotamus*); un large diastème intervient entre les canines et les prémolaires chez *Sus* et *Dicotyles*. En même temps les molaires vont en se compliquant : elles sont simplement pourvues de 4 tubercules coniques et lisses chez *Achænodon ;* chez *Hyotherium* apparaît un petit tubercule intermédiaire; *Cebochœrus* a 5 tubercules aux $\underline{M}$, et 4 aux $\overline{M}$. *Chœropotamus* présente 2 ou 3 tubercules accessoires : ces tubercules sont encore très faibles chez *Dicotyles*, mais deviennent nombreux et compliquent beaucoup la couronne, surtout chez les espèces récentes. Un talon apparaît à $\overline{M}_3$ chez *Hyotherium*, et à $\overline{M}_3$ et $\underline{M}_3$ chez *Sus*.

Les prémolaires sont toujours plus simples que les molaires, au moins en partie, et vont en se compliquant dans la série. Elles sont unicuspidées, sauf P_3 qui est presque trituberculaire, chez *Hyotherium ;* les $\underline{P}$ deviennent bicuspidées chez *Cebochœrus*. Elles se compliquent d'avant en arrière chez *Sus*, et enfin chez *Dicotyles*, les $\underline{P}$ et $\overline{P}_3$ sont semblables aux molaires.

Les Suidés apparaissent comme les Anthracothériens dans l'Éocène supérieur, en Europe et en Amérique. Toutefois un genre de la faune agéienne, *Lophiodochœrus*, décrit par Lemoine d'après un fragment de mâchoire inférieure, peut se rattacher aux Suidés, qui remonteraient ainsi à l'Éocène inférieur.

1re *Série*. — Un premier groupe ancien est particulièrement remarquable par des caractères qui rappellent ceux des Carnivores. Un certain nombre de points de l'anatomie du crâne, et surtout la forme des incisives et des canines, donnent tout à fait à l'animal l'aspect d'un Carnivore ou d'un Créodonte. Ainsi le condyle et la cavité glénoïde sont transversaux chez *Achænodon ;* mais les molaires et les membres sont bien ceux des Suidés. Les orbites sont incomplètes, les temporaux se rejoignent en une forte crête sagittale. Éocène supérieur de Bridger. — *Elotherium* Pomel (*Entelodon* Aymard, fig. 531, 3) : orbites complètement limitées par un cercle osseux, face mince et allongée, arcade zygomatique forte, avec une grosse apophyse dirigée

vers le bas. Phosphorites, Oligocène de Ronzon, de White-River et de l'Orégon, où une espèce atteignait la taille d'un Rhinocéros.

2e *Série.* — Le second groupe se place plus directement dans la série évolutive des Suidés proprement dits. C'est le groupe des *Chœropotamus*. *Cebochœrus*, a été longtemps considéré comme voisin des Lémuriens. La Débruge, Phosphorites. *Chœropotamus* Cuv. atteint la taille d'un Cochon. Éocène supérieur de la Débruge et de l'île de Wight. *Hyotherium* Meyer (fig. 537),

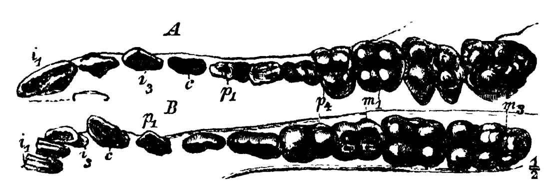


Fig. 537. — *Hyotherium Waterhousi* Pom. Miocène de l'Allier. — A, mâchoire supérieure ; B, mâchoire inférieure.

qui, d'après Lydekker, comprend aussi *Palæochœrus* Pom., réunit les caractères de *Dicotyles* et de *Sus* et est certainement voisin de la forme ancestrale commune à ces deux genres. Canines peu saillantes, mais plus fortes que les incisives. A la mâchoire supérieure I_3 est particulièrement développé, les deux autres fort réduites. Les incisives inférieures sont tranchantes et taillées en biseau. Miocène inférieur et moyen d'Europe et de l'Inde. Représenté dans le Miocène d'Amérique par *Chænohyus* et *Bothrolabis* Cope.

3e *Série.* — Les Suidés les plus récents sont caractérisés par l'absence de crête sagittale au crâne, par la ressemblance des dernières P avec les molaires, par la présence d'un large diastème entre C et P, et enfin par la réduction *adaptative* des membres antérieurs (fig. 532, A). *Sus* L. dérive directement de *Hyotherium*. Formule : $\frac{3.1.3.3}{3.1.3.3}$. Canines puissantes, toutes recourbées en haut et en dehors. Miocène supérieur. Actuel en Europe et en Asie. Le Sanglier (*Sus scrofa*) apparaît dans le Forest-bed (Quaternaire) (fig. 476).

Dicotyles Cuv. Enfin les Pécaris sont remarquables par la spécialisation très avancée de leurs pattes, où les 2 métatarsiens médians sont soudés en un os canon, disposition réalisée chez les Ruminants (fig. 531, 2). Le 5e métatarsien est styloïde et ne porte pas de phalanges, si bien que les pattes postérieures n'ont que 3 doigts. Formule dentaire réduite $\frac{2.1.3.3}{3.1.3.3}$. Canines non saillantes. Quaternaire, Actuel en Amérique.

2e FAMILLE. — HIPPOPOTAMIDÉS.

Cette famille ne renferme que le genre *Hippopotamus*, spécial à l'ancien continent. Ce sont d'énormes animaux, lourds et massifs, qui présentent des caractères de spécialisation, joints à d'autres caractères de faible différenciation.

Les pattes ont 4 doigts, à peu près également forts, les latéraux un peu plus courts, mais reposant sur le sol (fig. 531, A). Toutes les pièces sont distinctes. Sabots peu développés, réduits presque à des ongles. Le crâne est surtout remarquable par l'allongement de la partie faciale. Le cercle qui limite l'orbite est saillant, et presque complètement ossifié. L'angle inférieur de la mandibule se prolonge en une large apophyse dirigée vers le bas. Dentition complète $\frac{3\text{-}2\ 1.4\ 3}{3\text{-}1.1\ 4.3}$.

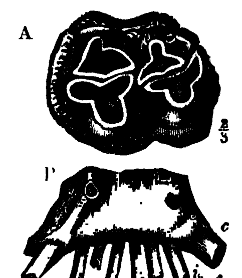


Fig. 538. — A, *Hippopotamus major* Falc. Pliocène du Val d'Arno. Dernière molaire supérieure. — B, *H. sivalensis* Falc. et Cautl. Siwaliks. Mâchoire inférieure vue de face.

Les molaires ont les tubercules coniques, avec des sillons longitudinaux, et l'usure fait apparaître sur la couronne des rubans d'émail, ayant la forme d'un trèfle. Prémolaires plus simples, uni-ou bituberculaires (fig. 538, A).

Canines supérieures courtes et épaisses, les inférieures énormes, recourbées en haut et en dehors, et taillées en biseau par suite de l'usure de leur face postérieure contre la canine supérieure.

Incisives supérieures courtes, dirigées verticalement; les inférieures au contraire sont très longues, cylindriques, et implantées horizontalement, comme des chevilles, dans la mâchoire inférieure (fig. 538, B).

Le nombre des incisives permet de distinguer plusieurs sous-genres :

Dans les formes les moins spécialisées il existe $\frac{3}{3}$ I : *Hexaprotodon* Falc. du Siwalik supérieur et du Pliocène d'Alger, persiste dans le Quaternaire de l'Inde.

Dans les formes plus récentes, il n'y a plus que 2 incisives inférieures, les externes, très petites. C'est le genre *Tetraprotodon* Falc. du Pliocène supérieur et du Quaternaire de Malte, d'Algérie et de l'Europe méridionale et centrale. C'est à ce sous-genre qu'appartient *H. amphibius* Lin., dont *H. major* Cuv. n'est qu'une variété.

Enfin dans *H. liberiensis*, vivant dans l'Afrique occidentale, il n'y a plus qu'une seule incisive inférieure. C'est le sous-genre *Chœropsis*.

4e SOUS-ORDRE. — ANOPLOTHÉRIENS.

On peut réunir dans ce sous-ordre un certain nombre d'Artiodactyles primitifs, qui ont existé pendant l'Éocène et le Miocène inférieur et qui présentent les caractères communs suivants :

Les différents os des pattes, carpe, métacarpe, etc., sont entièrement distincts : la réduction du nombre des doigts est ina-

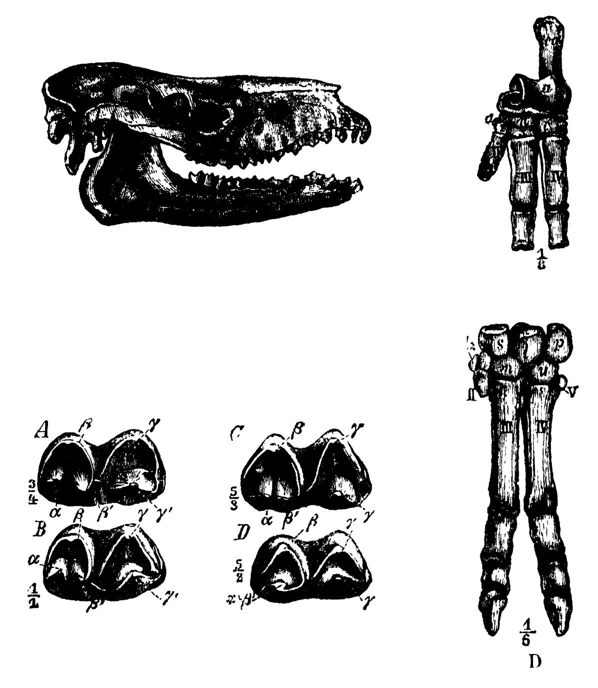


Fig. 539. — *Anoplothériens.* — [illegible] crâne de *A. commune* Cuv. — B, molaires inférieures; *A*, *A. laticeps* Gerv. ; [illegible] *Diplobune modica* Filh.; *C*, *D. minor* Filh. ; *D*, *Xiphodon gracile* Cuv. — [illegible]pied de *A. laticeps* Gerv. — D, main de *A. commune* Cuv. (Gypse, la Débr[illegible]e, Phosphorites).

daptative, c'est-à-dire que les mé[illegible]carpiens se trouvent en face de leurs carpiens correspondants [illegible]g. 533, B).

La dentition est complète $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$, et forme un rang serré ou avec quelques petites barres ; canines peu saillantes; molaires supérieures avec 5 tubercules parfois coniques, mais généralement en forme de croissants. Ces dents dérive d'une molaire quabritudreculaire, à laquelle vient s'ajouter un tubercule

intermédiaire tantôt en avant entre les tubercules antérieurs, tantôt en arrière.

Molaires inférieures quadrituberculaires, rarement quinquetuberculaires, par suite de la persistance du tubercule primitif antéro-interne, qui dans le cas général disparaît : les tubercules externes ont la forme de croissants, les internes au contraire restent coniques tout en s'allongeant légèrement dans le sens longitudinal, de façon que la dent présente la figure d'un ꟽ.

1re FAMILLE. — ANOPLOTHÉRIIDÉS.

Les représentants de cette famille se distinguent de tous les autres Artiodactyles par des caractères très particuliers : le plus important est la structure de la patte, qui présente 3 doigts : les doigts III et IV sont égaux et bien développés, tandis que II est plus court, et forme avec les précédents un angle assez grand; cette disposition a fait penser qu'*Anoplotherium* était un animal aquatique, qui pouvait nager dans les grands fleuves, les 3 doigts de ses pattes étant réunis par une membrane. La présence d'une queue très longue, avec des arcs hémaux bien développés, qui pouvait servir de nageoire et de gouvernail, vient appuyer encore cette hypothèse. Les rudiments des deux autres doigts se voient souvent et surtout au membre antérieur.

Jambes courtes, crâne bas et allongé. Dentition complète formant une rangée continue. Molaires supérieures (fig. 534, D) à cinq tubercules, les deux externes (*a*, *c*) lophodontes et réunis en forme de W, se confondant avec la paroi externe, qui porte une arête en son milieu; tubercule postéro-interne (*d*) en forme de V : l'antéro-interne (*b*) conique et l'intermédiaire (*b'*) en forme de crête unissant ce dernier au bord antérieur. Molaires inférieures (fig. 539) avec deux tubercules externes (β, γ) en forme de $\wedge$ ou de croissant; trois tubercules internes, allongés; les deux antérieurs (α, β') fermant le premier croissant, le postérieur (γ) fermant le second.

Les Anoplotheriidés appartiennent exclusivement à l'Éocène supérieur d'Europe (Gypse de Paris, Lignites de la Débruge, île de Wight, Phosphorites du Quercy). Ils constituent un type isolé, et se sont éteints sans descendance.

Anoplotherium Cuv. Les deux tubercules antéro-internes des $\overline{\text{M}}$, distincts l'un de l'autre. Taille et allure d'un Tapir (fig. 533, 539).

Diplobune Rütim. Ne diffère du précédent que par la soudure des tubercules antéro-internes des $\overline{\text{M}}$ en un seul tubercule à deux pointes (fig. 534, D et 539, B).

2e FAMILLE. — DICHOBUNIDÉS.

Les pattes ont toutes quatre doigts, dont les deux latéraux sont plus courts et plus faibles que les deux médians, chacun d'eux en face des carpiens correspondants. Le caractère distinctif est tiré des molaires supérieures. Elles ont bien cinq tubercules comme les Anoplothériidés, mais le tubercule intermédiaire est situé entre les tubercules postérieurs.

Les genres éocènes ont les tubercules extérieurs des molaires supérieures presque coniques.

Protodichobune Lem. Molaires 4-tuberculaires. Faune agéienne de Reims.

Dichobune Cuv. De petits intervalles entre les dents antérieures, canines un peu saillantes, molaires à cinq tubercules (fig. 534, B). Pattes fines, délicates, assez hautes. Animaux petits, atteignant au plus la taille d'un lièvre. Éocène d'Europe.

Dans le Miocène inférieur apparaît le genre *Cænotherium* Bravard, parfois considéré comme le type d'une autre famille, à cause de la forme sélénodonte des tubercules de ses molaires (fig. 534, C). A la partie antérieure du maxillaire inférieur se trouvent cinq dents de chaque côté : les deux premières sont très petites et presque rudimentaires; la troisième seule est bien développée; mais la canine et P_1 se modifient de façon à rétablir le nombre de trois incisives apparentes, pendant que P_2 prend la forme d'une canine. Orbites entourées d'un cercle osseux complet ou presque complet. Ce sont de petits animaux de 20 centimètres de haut et 35 de long, qui vivaient probablement en troupeaux assez nombreux. Apparaissent déjà dans l'Éocène supérieur Phosphorites), mais se développent surtout dans le Miocène inférieur (Auvergne).

3e FAMILLE. — XIPHODONTIDÉS.

Dents nettement sélénodontes; les molaires ressemblent à celles des Anoplothériidés par la disposition des cinq tubercules, trois dans une rangée antérieure, deux en arrière ; mais tous les tubercules sont nettement en forme de croissant ou de V.

Les molaires inférieures sont tout à fait semblables à celles des Ruminants, avec quatre tubercules, les deux externes en croissant très prononcé, les deux internes simplement arqués, mais fermant complètement les deux croissants (fig. 539, B). Prémolaires extrêmement allongées, du moins les antérieures. Canines bien développées, mais non saillantes, un peu plus grandes que les incisives.

Pattes à deux doigts seulement, les métacarpiens libres entre eux. Latéralement, les traces de deux autres métacarpiens rudimentaires.

Les Xiphodontidés font avec la plus grande netteté le passage aux Ruminants, et notamment aux Tragulidés.

Ils appartiennent tous à l'Éocène supérieur d'Europe.

Xiphodon Cuv. Allure extrêmement svelte; pattes hautes, le pied en forme plus des deux tiers. Les prémolaires notablement différentes des molaires, même la dernière. Rangée des dents absolument continue. *X. gracile* Cuv. Éocène supérieur, Gypse, La Débruge, Quercy. Ressemblait à une Antilope ou à un Chevreuil (fig. 539, D).

Xiphodontherium Filh. Canine semblable aux incisives, tout contre elles, séparée des P. par une barre. Phosphorites.

5e SOUS-ORDRE. — CAMÉLIENS.

Avec ce sous-ordre nous commençons la série des Artiodactyles *selénodontes*, c'est-à-dire des Ruminants.

Il n'est pas certain que cette division des Caméliens soit une division naturelle; elle renferme les deux familles des *Oréodontidés* et des *Camélidés* la première exclusive à l'Amérique du Nord, la seconde originaire de cette partie du monde. Schlosser et Burmeister considèrent les Oréodontidés comme les ancêtres des Camélidés, ou tout au moins comme voisins de la souche primitive de ces derniers. Cope conserve le sous-ordre des *Cameloidea*, mais il y fait rentrer également les *Tragulidés*, et considère les Oréodontidés comme très voisins de ces derniers, et rattachés par eux aux Ruminants proprement dits.

Enfin Scott considère les Oréodontidés comme constituant une famille à part, disparue sans descendance et parallèle aux Camélidés d'une part, aux Ruminants de l'autre.

Quoi qu'il en soit, les Oréodontidés sont certainement très voisins de la souche originelle qui a donné naissance aux Camélidés et aux Ruminants et s'écartent au contraire des Suidiens.

Les Oréodontidés et les Camélidés se séparent des Boïdiens, et se rapprochent les uns des autres par la présence d'incisives supérieures, par l'absence de cornes, l'absence de soudure aux os du carpe et du tarse. La canine supérieure n'est jamais développée en défense; la canine inférieure ressemble, en général, aux incisives, tandis que P_1, soit à une mâchoire supérieure, soit aux deux, prend la forme et joue le rôle d'une canine.

1re FAMILLE. — ORÉODONTIDÉS.

L'origine des *Oréodontidés* est mal connue. Sans doute, ils dérivent directement des Condylarthres, peut-être d'un type voisin de *Pantolestes*. La modification particulière des prémolaires

rappelle assez bien les transformations subies par ces dents chez *Xiphodontherium* et *Cænotherium.* Nous venons de voir, en outre, que leur destinée finale est aussi peu nettement connue. Ils sont absolument spéciaux à l'Amérique du Nord, où ils ont vécu depuis l'Éocène supérieur jusqu'au Miocène inférieur.

La plus grande partie du squelette, et en particulier le crâne, se rapproche beaucoup de ce que nous avons vu chez les Anoplothériens, surtout dans les formes inférieures. La face supérieure du crâne est presque parallèle à l'axe de celui-ci. Il est allongé dans les formes anciennes; mais, par une spécialisation très particulière qui ne se retrouve pas à un aussi haut degré dans les autres familles, il tend à se raccourcir dans les genres récents. Orbites généralement incomplètes, limitées par un cercle complet chez *Oreodon.* Les os lacrymaux présentent déjà souvent les larmiers qui seront si développés chez les Cervidés. Angle de la mandibule arrondi. Cerveau relativement petit, avec un très petit nombre de circonvolutions.

Les membres comptent parmi les moins spécialisés de tous les Artiodactyles. Les cinq doigts persistent parfois tous au membre antérieur (*Protoreodon*). Le pouce se réduit chez *Oreodon* et disparaît chez les types les plus récents, et au membre postérieur le nombre des doigts ne descend pas au-dessous de quatre. Sauf le pouce (quand il existe), les quatre doigts sont presque égaux, tant aux membres antérieurs qu'aux membres postérieurs. La longueur totale des membres est très variable. L'humérus est très long dans *Leptauchenia*, plus court dans *Oreodon* et *Merychius*, et très massif dans *Merycochœrus*.

Si les Oréontidés sont très primitifs sous le rapport des os des membres, leur dentition est plus spécialisée. Elle a pour formule $\frac{3\,1\,4\,3}{3\,1\,4\,3}$, et n'a en général pas de diastème. La canine supérieure est puissante, tandis que l'inférieure est petite, semblable aux incisives dans la rangée desquelles elle se place (caractère rappelant les Ruminants); mais la première prémolaire se développe à sa place, et s'oppose à la canine supérieure. Les prémolaires sont unicuspidées, sauf la postérieure qui est plus compliquée, surtout chez *Agriochœrus.* Molaires sélénodontes, formées presque toujours de quatre collines en croissants, comme chez les Ruminants. Chez *Protoreodon*, il s'y ajoute un cinquième tubercule entre les deux postérieurs.

Protoreodon Scott et Osborn. Tête allongée. Pariétaux très grands formant avec le squamosal presque tout le crâne. Crête sagittale très forte. Arcades zygomatiques étendues. Uinta (Éocène supérieur).

Oreodon Leidy succède à *Protoreodon*, dont il dérive nettement dans

l'Oligocène de White-River. Un larmier à l'os lacrymal. Crâne plus court.

La série se continue par les genres *Merycochærus* Leidy (couches de John-Day, Miocène moyen), et *Merychius* Leidy (Deep-River, Miocène supérieur), chez lesquels les dents mâchelières tendent à s'allonger et à s'amincir de plus en plus. Le squelette devient plus lourd et plus massif, l'animal est plus grand : *Merycochærus* pouvait atteindre la taille d'un Hippopotame.

Un second groupe, dont on peut faire une sous-famille, a pour chef de file le genre *Agriochærus* Leidy, du Miocène inférieur et moyen d'Amérique. L'orbite est encore incomplète en arrière. Ce groupe se distingue de la série

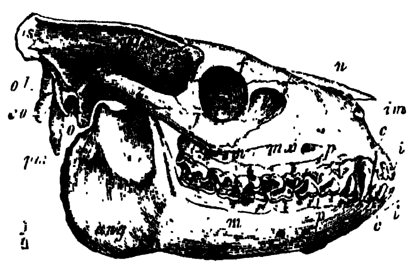


Fig. 540. — *Oreodon Culbertsoni* Leidy. Oligocène du Nebraska. — *ang*, angle de la mâchoire inférieure ; *co*, condyles occipitaux ; *f*, frontal ; *im*, intermaxillaire ; *j*, jugal ; *l*, lacrymal ; *mx*, maxillaire ; *n*, nasal ; *o*, conduit auditif ; *ol*, occipitaux ; *os*, supra occipital ; *pa*, pariétal ; *pm*, processus para-mastoïdien ; *t*, temporal ; *z*, processus zygomatique ; *i*, incisives ; *c*, canines ; *p*, prémolaires ; *m*, molaires (Leidy).

proprement dite des Oréodontes par l'absence de larmiers, par le diastème placé en arrière de la canine fonctionnelle ($\underline{C}$ et $\overline{P_1}$) enfin par le fait assez rare chez les Artiodactyles que P_4 est tout à fait semblable aux molaires.

Enfin un dernier groupe peut être constitué pour recevoir des formes aberrantes se rattachant à *Merychius* et localisées dans les couches de Deep-River (Miocène supérieur). Il renferme les genres *Leptauchenia* Leidy, *Cyclopidius* et *Pithecistes* Cope.

La tête est remarquablement courte, large et plate et rappelle celle de la Loutre. Entre le nasal, le maxillaire et le lacrymal se trouve un grand orifice déjà indiqué chez *Merychius*, et qui donne au crâne un aspect des plus particuliers. 4 doigts seulement. Miocène supérieur (couches de Deep-River).

2[e] FAMILLE. — CAMÉLIDÉS.

Les Camélidés, dont nous avons déjà indiqué l'origine incertaine, présentent un petit nombre de caractères assez exceptionnels parmi les Mammifères. Tel est le fait que l'artère vertébrale, au lieu de passer dans des trous creusés à la base des apophyses transverses des vertèbres cervicales, passe dans le canal neural. Il en résulte que les apophyses ne sont pas percées, fait qui ne se rencontre guère que dans le genre fossile *Macrauchenia*, qui ne semble pourtant guère allié aux Camélidés. Ajoutons à cela le fait connu de la forme ellipsoïdale des globules du sang. Mais, ces caractères mis à part, ils se rattachent nettement par le reste de leur organisation à la grande série des Ruminants,

dont ils constituent toutefois une branche distincte et se développant parallèlement. Le crâne est bas et allongé, la surface supérieure faisant un angle très faible avec l'axe du crâne; il est comprimé latéralement, surtout dans la partie antérieure. Orbites complètement limitées par un cercle osseux. Maxillaire inférieur relativement bas, mais l'apophyse coronoïde remonte très haut.

Radius et cubitus (sauf dans les genres tout à fait primitifs) unis à leur partie inférieure, quelquefois aussi en haut. Les pièces du carpe restent distinctes les unes des autres; il en est à peu près de même du tarse, où la soudure, quand elle se produit, ne porte que sur les cunéiformes.

Leptotragulus, qui constitue le type le plus primitif, a encore quatre doigts au membre antérieur, mais deux seulement au postérieur. Les doigts latéraux postérieurs ont encore leurs métatarsiens. Le radius et le cubitus sont libres. Chez *Poëbrotherium*, les deux doigts latéraux antérieurs se réduisent aux métacarpiens rudimentaires. Le radius et le cubitus se soudent. Chez tous les autres, les métapodiaux latéraux disparaissent, et les métapodiaux principaux se soudent en un os canon. La réduction est d'ailleurs adaptative, le troisième métacarpien s'articulant non seulement avec le grand os, mais avec le trapézoïde, à la vérité très petit et rejeté sur le côté.

La dentition présente une spécialisation moins avancée que la structure des pattes. Toutes les sortes de dents sont représentées; il est même probable que les types éocènes *Leptotragulus*, *Poëbrotherium*, avaient la formule pleine de quarante-quatre dents. Mais dans les formes plus récentes, les incisives et les prémolaires subissent une réduction. Dans le Chameau actuel, la dentition de lait porte encore $\frac{3}{3}$ incisives; ce nombre se réduit à $\frac{1}{3}$ dans la dentition définitive. La réduction ne porte jamais que sur les incisives supérieures; les canines existent à peu près toujours, mais plus ou moins réduites; les premières prémolaires, aux deux mâchoires, prennent également la forme des canines; elles sont toujours séparées des autres par un large diastème. Ces dernières sont toujours assez simples. Quant aux molaires, les supérieures ont quatre tubercules en croissants, avec une paroi externe plate présentant en son milieu un sillon longitudinal; les inférieures n'ont que deux croissants externes; les tubercules internes forment, par leur ensemble, une paroi plane, sauf chez *Leptotragulus* où les deux tubercules internes sont coniques.

Les Camélidés débutent dans l'Éocène moyen et supérieur (Uinta) de l'Amérique du Nord par des formes encore peu spécialisées, comme *Leptotragulus* Cope. Ils y restent cantonnés jusqu'à

la fin du Miocène, et sont représentés par des formes où s'accentue l'évolution des dents et des pattes. *Poëbrotherium* Leidy, de l'Oligène (White-River), avait la taille d'une Gazelle, mais l'allure d'un Lama : pattes grêles et longues, cou allongé, tête petite.

La série des Camélidés américains se continue par *Protolabis* Cope et *Procamelus* Leidy, où les métapodiaux se soudent en un os canon. Leur taille varie de celle du Cerf à celle du Chameau. Miocène supérieur et Pliocène. *Halomeniscus* et *Eschatius* Cope ont la dentition la plus spécialisée $\left(\frac{1.1.1.3}{3.1.1.3}\right)$. Miocène supérieur, Pliocène. Les Camélidés disparaissent de l'Amérique du Nord à la fin du Pliocène. Au début du Pliocène, les Camélidés envahissent l'Amérique du Sud, et sont représentés par *Auchenia* Ill., et des types voisins (*Palæolama* Gerv.) montrant la réduction du nombre des dents, $\frac{1.1.2.3}{3.1.1.3}$ chez *Auchenia*, encore existant (le Lama). A la fin du Pliocène apparaît, en Asie, le genre *Camelus* L. $\left(\frac{1.1.2.3}{3.1.2.3}\right)$, qui passe en Afrique dans le Quaternaire.

6e SOUS-ORDRE. — BOIDIENS (1).

Ce sous-ordre renferme les plus spécialisés des Artiodactyles, comme l'attestent d'abord la structure de l'estomac et la faculté de *rumination*. Le squelette et la dentition le montrent également.

Dentition — A la mâchoire supérieure, les *incisives* ont entièrement disparu ; les *canines* manquent à peu près toujours; elles n'existent que pour servir de défenses, lorsque l'animal est dépourvu de cornes, et dans ce cas, elles s'allongent fortement. Ce fait se rencontre chez le mâle des Tragulidés et les Cervulinés. Les I deviennent petites ou nulles chez les Cervinés, et disparaissent tout à fait chez les Giraffinés et les Cervicornes. A la mâchoire inférieure, la canine prend la forme des incisives, et vient s'ajouter à la rangée de celles-ci, de façon que la mandibule présente en avant huit dents serrées les unes contre les autres, et taillées en biseau comme une lame de couteau.

Les *prémolaires* sont, chez les Tragulidés, réduites à une crête allongée, sauf $\underline{P}^4$ qui peut avoir un croissant. Les $\underline{P}$ se compliquent chez les Cervicornes et les Cavicornes et ont toutes 2 croissants sauf $\underline{P}^2$ chez les Cervulinés, tandis que les $\overline{P}$ présentent une crête marginale externe d'où partent plusieurs crêtes transversales représentant les tubercules internes. Enfin chez les Cavicornes, les P ont parfois une indication de croissants postérieurs.

(1) Rütimeyer. Die Rinder der Tertiärperiode. *Abh. schw. pal. Ges.* 1877-78.

Les *molaires* montrent tous les stades entre les formes franchement brachyodontes (Tragulidés, Cervulinés) et les formes prismatiques des Ovidés et des Bovidés. Les Cervinés et les Giraffinés et quelques Antilopes à couronne élevée et émail épais, mais encore brachyodontes, font la transition. Elles sont quadrituberculaires. Les 2 tubercules internes des $\overline{M}$ sont encore coniques chez *Gelocus* et allongés chez *Prodremotherium*, et prennent ensuite la forme de croissant, qui se rencontre toujours pour les $\underline{M}$. Chez les Cavicornes les croissants se soudent par leur extrémité de manière à former une ligne continue autour des vallées intertuberculaires comblées de cément.

De plus, chez *Prodremotherium* (Tragulidés) et les *Cervulinés* et l'émail forme un bourrelet basilaire très développé (*cingulum*) sur lequel naissent des tubercules accessoires plus ou moins volumineux. Des tubercules intermédiaires se voient aussi sur le croissant antérieur des $\overline{M}$ chez les Cervulinés et les Bovidés.

Membres. — Les extrémités des membres à leur tour portent les traces d'une spécialisation avancée. Les doigts médians (III et IV) sont toujours fortement développés; quant aux latéraux, ils présentent tous les stades d'une régression qui peut aller jusqu'à la disparition complète même des métacarpiens.

Parmi les Tragulinés, on voit encore 4 doigts complets plus petits que les autres chez *Dorcatherium* et surtout *Tragulus;* chez *Gelocus* et *Prodremotherium*, les doigts latéraux se réduisent à des métapodiaux styliformes; chez *Gelocus*, les métatarsiens principaux (II et III) se soudent en un os canon, les métatarsiens restant libres. Tous les métapodiaux sont soudés chez *Prodremotherium*.

La soudure des métapodiaux principaux se retrouve toujours chez les *Cervicornes* et les Cavicornes à l'état adulte. Les métapodiaux latéraux se présentent sous forme de stylets plus ou moins réduits, chez les Cervulinés, les Cervinés et quelques Antilopes. Les doigts latéraux eux-mêmes sont représentés par de courtes phalanges dans ces mêmes groupes et chez les Bovidés. Enfin chez les Giraffinés et les Ovinés, toute trace des métapodiaux et des doigts latéraux a disparu.

La constitution du carpe et du tarse suit le mode de réduction adaptative; le grand os et le trapézoïde sont constamment soudés, de façon à servir de support au 3e métacarpien; de même au tarse le scaphoïde et le cuboïde. Quelquefois même la soudure va plus loin, et confond le cunéiforme restant avec les deux os précédents, sauf chez *Leptomeryx* et genres voisins (*Tragulidés*).

Ce sous-ordre des Boïdiens débute dans l'Eocène supérieur par des formes appartenant à la famille des *Tragulidés*, mais ce n'est qu'à l'Oligocène qu'il acquiert un réel développement. A partir du Miocène la famille des Tragulidés perd de son importance, pendant que commencent à se développer d'une façon remarquable les deux autres familles des *Cervicornes* et des *Cavicornes*.

1re FAMILLE. — TRAGULIDÉS.

Les Tragulidés sont les ancêtres probables de tous les Ruminants proprement dits : ce sont d'ailleurs les plus anciens (Éocène supérieur) et en tous les cas moins spécialisés d'après les caractères de l'estomac (3 divisions), des dents et des pieds. Ce sont aussi les plus anciens : ils commencent en Europe dans l'Eocène supérieur, et se répandent dans l'Asie et l'Amérique du Nord dans le Miocène.

Ils ne sont plus représentés actuellement qu'en Asie, par le genre *Tragulus* Briss., et dans l'Afrique occidentale par *Hyæmoschus* Gray, dont l'origine est incertaine.

Gelocus Aymard est l'un des moins spécialisés. $\frac{?.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$. Phosphorites, Oligocène de Ronzon. *Prodremotherium* Filh, plus franchement Ruminant. $\frac{0.\ 1.\ 3.\ 3}{3.\ 1.\ 3.\ 3}$. Phosphorites.

Dorcatherium Kaup $\frac{0.\ 1.\ 3.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$. Miocène de l'Europe et de l'Asie, est peut-être l'ancêtre de l'*Hyæmoschus* actuel.

Tragulus Briss. Pliocène et actuel dans l'Asie méridionale.

Leptomeryx Leidy, *Hypertragulus* Cope, forment une petite branche divergente, du Miocène de l'Amérique du Nord, caractérisée par le fait que les cunéiformes 2 et 3 sont distincts et non soudés avec le cubo-scaphoïde du tarse. Métapodiaux tous distincts (*Hypertragulus*) ou au moins les antérieurs (*Leptomeryx*). Des doigts latéraux en avant ; en arrière seulement des métatarsiens rudimentaires. Ce type n'a pas survécu à l'époque de White-River. Le dernier représentant fut le *Hypisodus minimus* Cope, dont la taille ne dépassait pas celle d'un Écureuil.

2e FAMILLE. — CERVICORNES (1).

Le type Ruminant est ici complètement formé. Il y a 4 poches stomacales ; le radius et le cubitus sont généralement soudés ; l'extrémité inférieure est très réduite, en général disparue complètement.

CORNES. — Le caractère le plus remarquable est celui des *cornes*, que porte le *frontal*, et qui dans cette famille portent le nom général de *bois*. Les premiers genres apparus sont totalement dépourvus de cornes. Ce n'est qu'à partir du Miocène supérieur qu'elles font leur apparition. Il est facile de suivre le

(1) Rütimeyer. Beitr. zu einer nat. Ges. der Hirsch. *Abh. schw. pal. Ges.* 1881-1883.

développement phylogénique de ces bois ; il est exactement le même que le développement ontogénique des bois de Cerfs actuels.

On sait en effet que le premier bois est une simple *dague*, dépourvue d'andouillers; le deuxième porte un andouiller à la base; le troisième en porte 2, et le nombre des andouillers va ainsi en croissant jusqu'à atteindre dans quelques espèces un nombre assez grand. On ne connaît pas de Cervidés à corne simple: mais chez les types les plus anciens, on trouve des cornes petites, basses, et simplement dichotomes (*Dicrocerus*). Dans les espèces miocènes, on ne trouve jamais qu'un petit nombre d'andouillers, sur la tige principale qu'on nomme *merrain*. Dans le Pliocène inférieur, les bois s'allongent, mais le plus grand nombre ne présentent pas encore plus de deux andouillers; ce n'est qu'à partir du Pliocène supérieur que s'accentue la ramification des bois, jusqu'à prendre chez certaines espèces la forme d'un véritable buisson.

Une des caractéristiques des bois de Cerf est la chute périodique de ces appendices, qui tombent tous les ans, pour être remplacés par d'autres de nouvelle formation.

La rupture se fait au niveau d'un *cercle de pierrures* ou *meule*, placé à la base même du bois. L'absence d'un pareil cercle chez les formes primitives laisse supposer que les bois primitifs n'étaient point soumis au renouvellement (*Dicrocerus*). Dans les formes plus récentes, apparaît le cercle de pierrures; mais tout d'abord la caducité n'apparaît que dans une partie du bois; l'extrémité seule était caduque, et un long *pédicule*, placé au-dessous du cercle de pierrures, persistait et ne changeait point, condition réalisée encore dans le genre actuel *Cervulus*.

Peu à peu le pédicule s'est raccourci, et a fini par se réduire à un simple bourrelet, à peine saillant au-dessus du crâne.

Les bois des Cervidés au lieu de constituer un étui corné entourant une saillie osseuse du frontal, dont on peut le séparer facilement, sont constitués par un axe osseux, intimement uni à un revêtement corné. Ils n'existent le plus souvent que chez les mâles. Dans les premiers temps de leur rédintégration, ils sont recouverts d'une peau molle et très vasculaire, qui disparaît ensuite. Chez les Girafes, cependant, cette peau persiste indéfiniment et recouvre toujours les cornes, qui par suite sont persistantes. Il en est de même sur le pédicule permanent des *Cervulus* et autres types à bois incomplètement caducs.

Les Cervicornes ont apparu en Europe au Miocène inférieur. De là ils se sont répandus dans les diverses parties du monde, à l'exception de l'Australie : dans l'Amérique du Nord dès le Miocène moyen, en Asie au Miocène supérieur, dans l'Amérique du Sud au Quaternaire. L'Afrique, qui possède actuellement les deux genres *Camelopardalis* et *Cervus*, n'a pas jusqu'ici donné de Cervicornes fossiles.

1° CERVULINÉS. — Types dépourvus de bois, ou munis d'un bois très court, non caduc, ou seulement en partie renouvelable et présentant alors un pédicule allongé. Nombreux caractères des *Tragulidés*. Miocène d'Europe et de l'Amérique du Nord.

Palæomeryx Meyer, *Dremotherium* Geoffroy, *Amphitragulus* Pomel.

Procervulus Gaudry. Bois généralement dichotome, mais souvent aussi avec plusieurs andouillers, sans cercle de pierrures et par suite persistant.

Dicrocerus Lartet. Bois comme le précédent, mais portant un cercle de pierrures à la base et surmontant un long pédicule. Ces deux genres se trouvent mélangés dans les mêmes couches et Zittel pense qu'ils doivent

être confondus, le premier représentant la forme jeune du second. Miocène moyen d'Europe.

Cervulus Blainv. Bois avec un seul andouiller à la base de la tige principale ; un cercle de pierrures au sommet d'un pédicule plus court que chez les précédents, dont il diffère légèrement par la forme des molaires, Miocène supérieur d'Europe. Quaternaire et actuel dans l'Inde et les îles de la Sonde.

2° CERVINÉS. — Bois plusieurs fois ramifié, toujours caduc, avec un pédicule extrêmement court, n'existant que chez le mâle, rarement dans les deux sexes.

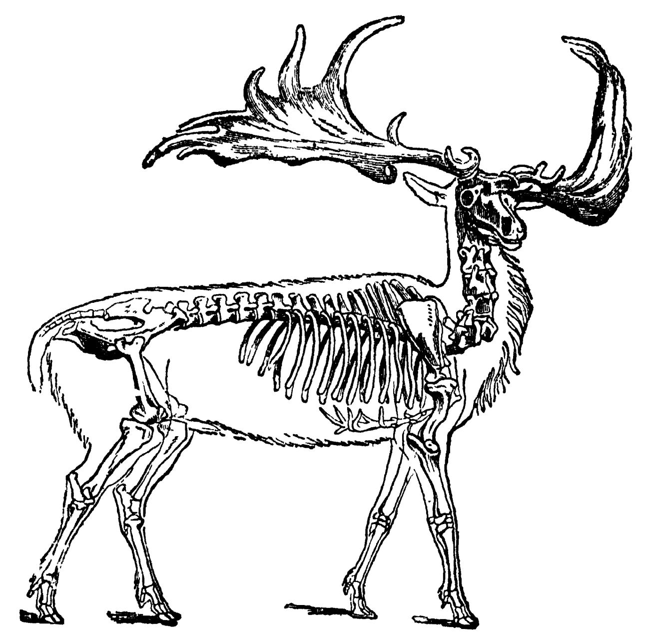


Fig. 541. — *Megaceros giganteus* Blum. (*M. hibernicus* Ow.). Tourbières quaternaires (OWEN).

Ils se rattachent étroitement aux Cervulinés, et commencent à s'en distinguer vers la fin du Miocène supérieur.

Les types fossiles rentrent aisément dans les genres actuels.

Capreolus Ham. Smith (Chevreuil). Rameaux arrondis, 2 andouillers seulement. Pas de larmier. Miocène supérieur et Pliocène d'Europe. Actuel en Europe et dans l'Asie centrale.

Cariacus Gray. Rameaux arrondis, 3 pointes ou davantage ; merrain divergeant latéralement et recourbé très fortement en avant à son extrémité. Quaternaire et actuel en Amérique.

Axis H. Smith. Bois mince, à rameaux arrondis avec 3 ou 4 pointes, merrain dirigé en avant, recourbé à son extrémité. Pliocène d'Auvergne, Crag rouge d'Angleterre. Actuellement dans l'Inde, où on le trouve fossile dans le Pliocène et le Quaternaire.

Elaphus Gerv. (Cerf). Rameaux arrondis, avec 5 andouillers environ sur chaque merrain, les supérieurs se ramifiant à leur extrémité ; à la base un andouiller basilaire dirigé en avant. Nombreuses espèces depuis la fin du Pliocène dans l'Europe, la Sibérie et l'Amérique du Nord ; actuellement dans les mêmes régions.

Polycladus. Bois extraordinairement buissonneux par suite de la ramification des andouillers. Pas d'andouiller basilaire. Parties distales un peu aplaties. Pliocène de France et d'Angleterre.

Megaceros Owen. Bois cylindrique à la base, très fortement aplati à l'extrémité, avec un andouiller basilaire. Pliocène et Quaternaire d'Auvergne et d'Angleterre. *Megaceros giganteus* Blum. est l'une des formes les plus caractéristiques du quaternaire européen ; les extrémités de ses bois étaient distantes de 2 mètres à 3 m, 50. Le Daim actuel doit rentrer dans ce groupe.

Alces H. Smith. (Élan). Comme le précédent, mais sans andouiller basilaire. Pliocène supérieur de Norfolk. L'Élan qui existait en Allemagne au Quaternaire et même dans les temps historiques, est aujourd'hui presque relégué dans les contrées plus septentrionales.

Rangifer H. Smith (Renne). Bois très ramifié, à section en forme d'ovale très allongé ; andouiller basilaire très aplati et ramifié. Les bois existent dans les deux sexes. Quaternaire de l'Europe jusqu'aux Alpes et aux Pyrénées. Très fréquent dans les gisements préhistoriques. (Dessins préhistoriques.) A vécu en Allemagne jusqu'au temps de César, en Écosse jusqu'au XIIe siècle. Actuellement confiné dans les régions polaires.

3° Giraffinés. — Cornes absentes ou réduites à de petits

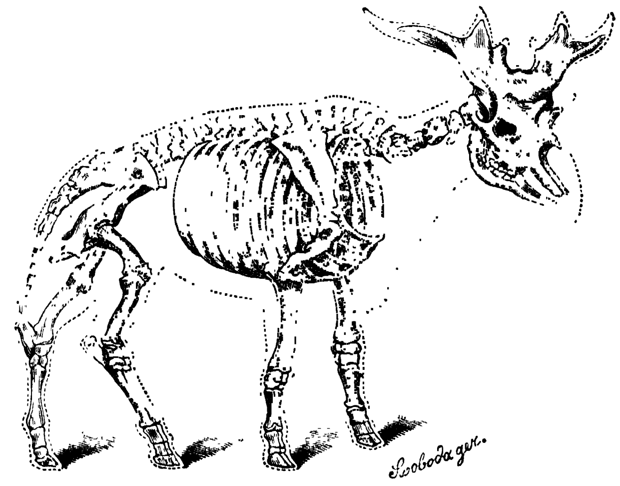


Fig. 542. — *Sivatherium giganteum* Falc. et Cautl. Pliocène de l'Inde. (Falconer et Cautley).

cornillons simples, recouvertes par la peau. Os du crâne creusés de grandes cavités.

Animaux hauts sur pattes, de grande taille. Canine inférieure bilobée. On les considère comme très voisins des Cerfs, notamment du genre *Alces*.

Helladotherium Gaudry. Pas de cornes. Squelette plus massif

que la Girafe. Cou plus court. Jambes à peu près égales. Miocène supérieur de Pikermi.

Samotherium Forsyth Major. Forme de l'*Helladotherium*, mais des cornes courtes, immédiatement au-dessus de l'orbite, chez le mâle seul. Miocène de Samos et de Perse.

La Girafe, *Camelopardalis* Schreber, qui vit actuellement en Afrique, est fossile dans le Pliocène d'Europe et de l'Inde.

On place généralement ici le genre *Sivatherium* Falc. et Cautley du Miocène supérieur de l'Inde, que Lydekker et Forsyth Major, suivis par Döderlein et Zittel, considèrent comme étroitement uni aux Girafes. Squelette massif, très fort. Cou court. Pattes égales, avec 2 doigts seulement. Crâne court, élargi en arrière, portant deux paires de protubérances; les antérieures petites, coniques, dirigées en avant, les postérieures bien plus fortes, aplaties, ramifiées faiblement. La forme rappelle un peu celle des bois d'Elan. Mais il existe de profondes différences. Il n'y a pas de cercles de pierrures à la base; de plus, l'axe osseux est sillonné par les traces de vaisseaux, comme cela a lieu chez les Cavicornes. Aussi Murie, Rütimeyer et Cope éloignent-ils les *Sivatherium* des Girafes pour les rattacher aux Cavicornes, dans le voisinage des Antilopes.

3e FAMILLE. — CAVICORNES.

Les *Cavicornes*, qui comprennent les Antilopes, les Moutons et les Chèvres, et les Bœufs sont tout à fait étroitement unis aux Cervicornes, et la plupart des caractères que nous avons indiqués à propos de ces derniers s'appliquent à la présente famille, avec toutefois un degré plus avancé de spécialisation. La formule dentaire est constamment $\frac{0.\ 0}{(3.\ 1.)}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$, et les dents sont disposées comme chez les Cerfs.

Cornes. — Le trait le plus caractéristique des Cavicornes est la présence sur le frontal de deux prolongements osseux, recouverts d'un étui corné. Ces prolongements sont insérés au niveau d'une ligne transversale saillante de la surface du crâne séparant celle-ci en deux zones, faisant entre elles un angle très prononcé : l'axe de la partie crânienne ne se continue donc pas avec l'axe de partie faciale, comme cela avait lieu à peu de chose près chez les Cerfs.

Chez les formes primitives, les cornes se dressent entre les deux orbites, et naissent tout près l'une de l'autre ; dans les formes plus récentes, elles se portent fortement en arrière, en s'écartant l'une de l'autre sur les côtés de la tête. De là résulte un développement considérable du frontal, qui forme à lui seul la partie la plus considérable de la voûte du crâne, tandis que les pariétaux très réduits ne trouvent plus de place que dans la région occipitale. En même temps, le frontal se creuse de cavités plus ou moins vastes qui se logent dans le diploé, et envahissent plus ou moins les protubérances que doivent recouvrir les cornes ; cette pneumaticité est surtout avancée dans les

types récents. Les cornes sont, dans les formes anciennes, normales à la surface du crâne, presque parallèles, droites ou légèrement recourbées en arrière. Chez les formes spécialisées au contraire, elles partent très obliquement, par rapport à la surface du crâne, divergent fortement en dehors, presque horizontales.

Les Cavicornes sont d'apparition relativement récente. Les premiers apparaissent dans le Miocène supérieur de l'Europe et de l'Inde. Ce sont des Antilopes qui affectent encore d'étroits rapports avec les Cerfs, surtout avec les formes primitives, les *Tragulidés* et les *Cervulus*. On peut considérer les deux familles comme dérivant d'un type commun analogue à *Palæomeryx*. C'est surtout à partir du Pliocène que le groupe se développe; c'est là qu'apparaissent les Ovidés et les Bovidés L'époque actuelle paraît d'ailleurs correspondre à leur plein épanouissement par la richesse des formes et le nombre des individus.

Les Cavicornes se sont exclusivement développés dans l'Ancien Continent. L'Amérique n'en a jamais possédé que des formes isolées, émigrées de l'Asie. L'Amérique du Sud n'en possède pas.

Les Cavicornes peuvent se diviser par la forme des cornes et la structure du frontal en trois groupes naturels, étroitement liés entre eux : les Antilopidés, les Ovidés, les Bovidés.

1° Antilopinés. — Cornes minces et allongées, le plus souvent cylindriques, s'insérant en général près des orbites ou légèrement en arrière, s'élevant normalement au crâne, droites, à peu près parallèles. Ce sont les plus rapprochés des Cervidés, surtout les formes inférieures, et nous allons voir en partant de celles-ci, la spécialisation avancer de plus en plus en s'éloignant des Cerfs.

Le groupe des *Gazelles* est le moins spécialisé; le frontal est presque compact et les protubérances cornigères sont absolument massives; le frontal est relativement petit par suite, les cornes se trouvent au bord même de l'orbite; elles sont courtes, dressées, parfois cependant recourbées en forme de lyre.

Saiga Gray. à cornes droites seulement présentes chez le mâle. Quaternaire, actuel en Sibérie.

Gazella Blainv. *Antidorcas* Gaudry. Cornes lyriformes. Miocène supérieur, Pliocène.

C'est à ce premier groupe qu'appartient *Antilocapra* Ow., de l'Amérique, dont les cornes sont bifurquées, et partent à la base et subissent un remplacement comme chez les cerfs inconnu à l'état fossile.

Le groupe des *Strepsiceros* Gray diffère surtout du précédent par les cornes spiralées; ce sont des animaux plus grands, les cornes s'insèrent en arrière des orbites, d'où accroissement du frontal, mais cet os est entièrement massif comme l'os des cornes. Ce sont les plus grandes Antilopes.

A ce groupe appartiennent *Palæoreas* Gaudry à cornes droites et fortes, avec une crête spiralée, dirigées en arrière (Pikermi, Léberon); *Protragelaphus* Dames, etc.

Dans les deux autres groupes, le frontal est creusé de cavités volumineuses, qui se prolongent dans la protubérance cornigère, qui est tout fait creuse.

Dans le groupe des *Tragoceras* Gaud. les cornes se tiennent au milieu du

crâne elles partent très rapprochées l'une de l'autre, tout près des orbites ou immédiatement en arrière.

Tragoceras Gaudry. Cornes droites, fortes, triangulaires, dirigées en arrière, n'existant que chez le mâle. *Tr. Amaltheus* Gaud. de Pikermi.

Palæoryx Gaudry. Cornes longues, placées derrière l'orbite, légèrement recourbées. Pikermi.

Rupicapra Ham. Smith. Le Chamois existe à l'état fossile dans les grottes quaternaires d'Europe.

Enfin le groupe des *Cephalophus*, le plus spécialisé, renferme les plus petites Antilopes; les cornes sont petites, écartées l'une de l'autre, et insérées plus ou moins loin en arrière des yeux.

Tetraceros Leach, à 4 cornes, se trouvent dans les Siwaliks et le Quaternaire de l'Inde.

Portax Ham. Smith. Le Nylgau existe dans le Quaternaire de la même région.

2° OVINÉS. — Cornes en général existant dans les deux sexes, fortes et épaisses, partant près de la ligne médiane, près du bord postérieur de l'orbite, recourbées en arrière, comprimées latéralement, et présentant en général des épaississements cornés annulaires. Frontal pneumatique, protubérances cornigères creuses. Axe de la tête formé de deux parties inclinées fortement l'une sur l'autre.

Les Ovinés sont si étroitement reliés aux Antilopinés, que Cope les réunit dans un seul genre *Ovis*, dont il ne sépare que *Antilocapra* et *Tetraceros*.

Capra L. Cornes dressées, presque parallèles, recourbées en arrière, fortement aplaties latéralement. Front bombé. Crâne étroit. Débute dans le Pliocène de l'Inde, qui est le berceau du genre. De là il s'est répandu en Europe. *C. ibex* L., le Bouquetin, existait en Europe au Quaternaire. *C. hircus*, la Chèvre commune, se montre aussi dans les cavernes à ossements.

Bucapra Burm. Genre sans corne des Siwaliks, avec tête de Chèvre, mais molaires de Bœuf.

Ovis. L. Cornes s'insérant en arrière des yeux, partant obliquement et fortement divergentes, plus ou moins enroulées en spirale, de section triangulaire. Crâne large, front aplati. Peu connu à l'état fossile, à cause de la difficulté de distinguer les ossements des genres précédents. Vivent actuellement dans tous les points du monde, sauf l'Australie et l'Amérique du Sud.

Des restes du Bœuf Musqué, *Ovibos* Blainv., se trouvent dans le Quaternaire d'Amérique, où vit encore cette forme intermédiaire entre les Brebis et les Bœufs.

3° BOVINÉS. — Grands et puissants Ruminants, les plus spécialisés du groupe, à cornes bien développées, insérées sur les côtés du front, loin derrière les yeux. Elles sont très obliques, recourbées en dehors ou en arrière, mais non enroulées en spirale; leur section est circulaire, au moins à l'extrémité; leur surface est lisse. Frontal extrêmement grand, rejetant les pariétaux dans la région occipitale, creusé de volumineux sinus, qui pénètrent dans les prolongements cornigères.

Les Bovinés descendent très certainement des Antilopinés, mais ils sont probablement polyphylétiques, les trois types principaux, *Bison*, *Bubalus* et *Bos*, descendant vraisemblablement des divers types d'Antilopes qui leur ressemblent par la position des cornes (Cope).

L'Asie méridionale paraît être le lieu de plus grand développement des Bovinés, mais ils sont également nombreux dans l'Europe. Le Bison est le seul qui se montre dans l'Amérique du Nord à partir du Pliocène. Enfin l'Afrique n'a connu que le genre *Bubalus*, qui n'apparaît qu'au Quaternaire.

Bubalus Rütim., le Buffle d'Afrique, a le front bombé, bas et étroit, les pariétaux encore présents sur les côtés de la voûte du crâne. La base des cornes n'est pas très éloignée de la ligne médiane, ces appendices sont assez fortement aplatis sur les côtés, à section triangulaire. Il apparaît dans le Quaternaire d'Afrique, mais il a été précédé dans les couches de l'Inde par *Probubalus* Rütim., qu'on peut considérer comme son ancêtre et qui a persisté dans le *P. depressicornis* des Célèbes.

Le genre *Buffalus* Blumb., qui en dérive également, s'est perpétué dans l'Inde, d'où il a été importé à l'état domestique dans l'Europe orientale et méridionale. *B. indicus* et *sondaicus*.

Dans tous les autres Bovinés le front est plat ou même concave, très étendu en largeur ou en hauteur, et les cornes sont à section arrondie.

Un premier groupe renferme les types à cornes dirigées en arrière. Il renferme le genre *Leptobos* Rütim. (Pliocène d'Europe et de l'Inde), à front aplati et étroit, très allongé, les cornes s'insérant tout près de l'orbite ; les pariétaux ont par suite une assez large place. Ce sont là autant de caractères primitifs, qui rattachent ce genre aux Antilopes et notamment au *Portax*. Il se rattache d'autre part au genre *Bibos* Hodgson, actuel dans les îles de la Sonde et l'Inde, auquel appartiennent le Yack et le Zébu, et qui existe déjà dans le Pliocène de Chine.

Bison Sund., caractérisé par un front court, mais très large, un peu voûté, a des cornes cylindriques dirigées à l'extérieur ou en haut, s'insérant un peu en arrière des orbites. Orbites saillantes. Les Bisons semblent aussi originaires de l'Inde, où on en trouve des débris dès le Miocène supérieur ; ils apparaissent dans l'Amérique du Nord au Pliocène et s'y sont perpétués jusqu'à nos jours ; mais la chasse continuelle qui leur a été faite les a presque fait disparaître. En Europe, le Bison n'apparaît qu'au Quaternaire. C'est l'Aurochs fossile (*B. priscus*), très voisin du Bison d'Amérique. L'Aurochs actuel (*B. europæus*), sauvage en Lithuanie, qui lui a succédé, en est peut-être simplement une variété.

Enfin le genre *Bos* L. (= *Taurus*), le représentant le plus élevé du groupe, est remarquable par le développement considérable du frontal qui forme toute la voûte du crâne, rejetant les pariétaux dans la région occipitale. Cornes s'insérant très en arrière des yeux, dirigées en dehors et légèrement ondulées. Le genre débute dans les Siwaliks de l'Inde, c'est-à-dire au Pliocène, mais ne s'est répandu en Europe qu'au Quaternaire.

Bos primigenius Boj. (fig. 543, A) est très commun à l'époque quaternaire. On le retrouve pendant toute la durée de l'âge de pierre et de l'âge du bronze. C'est probablement lui que le *lied* des *Niebelungen* désigne sous le nom de *Ur* et qui était abondant encore en Allemagne et en Angleterre au temps de César. Il paraît avoir disparu en Pologne au XVII[e] siècle, mais ces données sont un peu incertaines, car il est fréquemment confondu avec le *Bison europæus*, sous le nom d'Aurochs. La synonymie des formes comprises à tort sous ce nom est d'ailleurs des plus confuses.

Bos frontosus Owen, au front très large, aux cornes légèrement pédiculées, n'apparaît qu'à l'âge du bronze, notamment en Scandinavie. Il descend du précédent.

Enfin *Bos longifrons* Ow. ou *brachyceros* Rüt. (fig. 543, B) avec un front excessivement allongé, et des cornes courtes et sessiles, insérées très en ar-

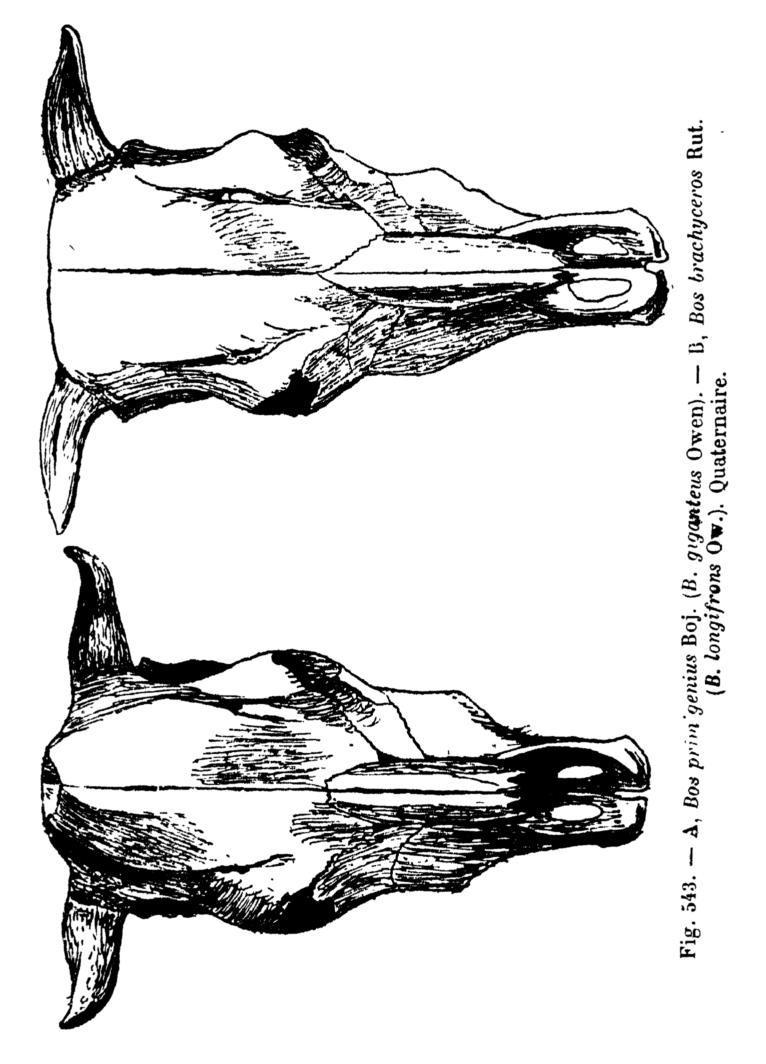


Fig. 543. — A, *Bos primigenius* Boj. (*B. giganteus* Owen). — B, *Bos brachyceros* Rut. (*B. longifrons* Ow.). Quaternaire.

rière, abonde dans les habitations lacustres, et dérive sans doute d'une race asiatique inconnue.

Ce sont ces trois espèces qui ont donné naissance au Bœuf domestique, *Bos taurus* L., et à ses diverses variétés ou races, extraordinairement mélangees actuellement par des croisements continuels. Les représentants du genre *Bos* ont entièrement disparu à l'état sauvage.

4e FAMILLE. — PROTOCÉRATIDÉS (1).

Protoceras Marsh, de l'Oligocène de White-River, nous montre encore une fois ce curieux phénomène de convergence de la forme extérieure, par suite de l'adaptation à un mode de défense particulier. Le crâne du mâle a un aspect extraordinairement difforme (fig. 544), dû à la présence de *10 paires de*

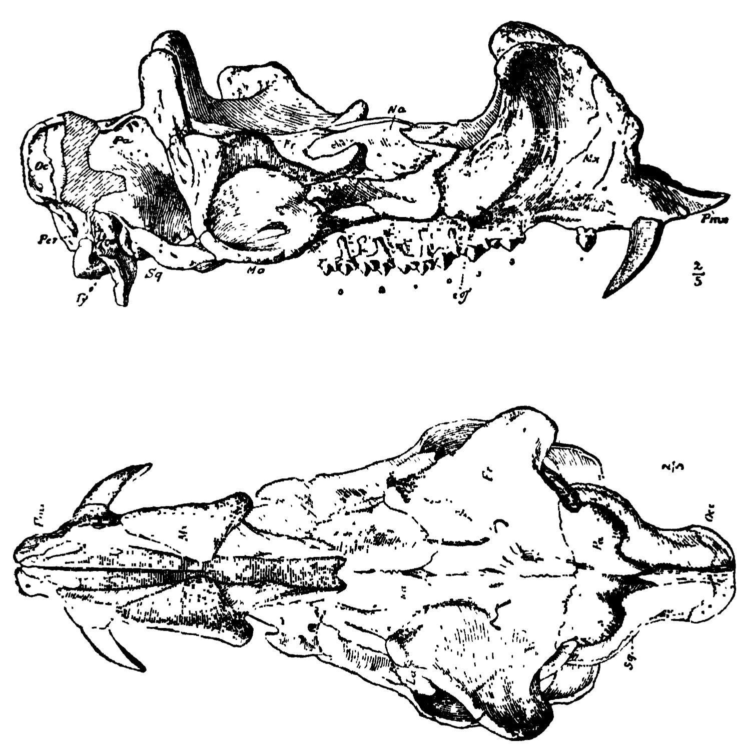


Fig. 544. — Crâne de *Protoceras celer* Marsh, mâle. Oligocène de White-River. A, vu de profil ; B, face supérieure (Osborn).

cornes, soutenues par des protubérances osseuses : les 2 paires les plus saillantes sont très en avant sur les maxillaires, et très en arrière sur les pariétaux. Cette tête bizarre rappelle naturellement celle des Dinocératidés, et il semble qu'on se trouve en présence du type terminal de l'évolution des Amblypodes (voir page 1000). Mais d'autre part, la dentition et la conformation des

(1) Marsh. *Am. journ. of Sc.*, 1891. — Scott et Wortmann, *Bull. Am. Mus. nat. hist.*, 1892. Analyse par Boule, *Naturaliste*, 1er novembre 1893, à laquelle nous empruntons ces détails et ces figures.

membres s'opposent absolument à cette assimilation, et montrent qu'il s'agit d'un type très spécialisé d'Artiodactyles, pouvant probablement rentrer dans le sous-ordre des Boïdiens. Le crâne de la femelle, qui a été le premier connu, est d'ailleurs beaucoup plus simple et n'a qu'une paire de petites cornes sur les pariétaux.

Dentition : $\frac{0.1.4.3}{1.1.4.3}$. Les canines sont beaucoup plus fortes chez le mâle. Les molaires sont nettement *sélénodontes*. Les membres postérieurs sont beaucoup plus développés que les antérieurs, comme chez les Tragulidés. Le membre antérieur présente le type Artiodactyle assez primitif : ainsi le grand os, le trapézoïde et même le trapèze sont distincts. Les 4 doigts sont bien développés, les latéraux naturellement plus réduits. Le membre postérieur au contraire est bien plus avancé dans son évolution : le péroné est très réduit et les doigts latéraux sont réduits à de courts stylets. Les métacarpiens principaux devaient même arriver à se souder chez les adultes.

Les affinités de *Protoceras* sont encore difficiles à préciser : elles paraissent s'établir surtout avec les Tragulidés, mais peut-être aussi avec des formes moins spécialisées comme les Oréodontidés.

12e Ordre. — AMBLYPODES (1).

Ongulés éocènes généralement de grande taille, à pieds pentadactyles presque plantigrades; les pièces du carpe sont presque sériées; cependant un léger chevauchement se manifeste dans la seconde série; l'astragale très aplati occupe presque toute la largeur du tarse; sa facette tibiale est presque tout à fait plate. Dentition complète, les molaires recouvertes entièrement d'émail et lophodontes. Cerveau très petit.

Les Amblypodes sont encore des Ongulés très primitifs; le caractère le plus net d'infériorité est le peu de développement du cerveau qui, dans les *Dinoceras*, est moins large que la moelle épinière, et pourrait, comme l'a fait remarquer Marsh, passer par le canal vertébral.

Les lobes olfactifs sont relativement énormes, tandis que les hémisphères sont réduits et peu plissés.

Le caractère le plus précis du groupe est la structure des pattes. Au carpe, il y a presque sériation des deux rangées; toutefois l'os crochu déborde légèrement à l'intérieur, de façon à venir s'articuler par une petite facette au semi-lunaire. Dans les

(1) Cope. *Am. nat.* 1884, 1884, 1885. — *Proc. Am. Phil. soc.* 1888, etc.

Dinocériens, le même chevauchement fait articuler le grand os au scaphoïde.

Les métacarpiens alternent nettement avec les os de la seconde rangée du carpe. Aux pattes postérieures, l'astragale s'est élargie et fortement aplatie, de façon que le cuboïde s'articule à la fois au calcanéum et à l'astragale ; mais le naviculaire supporte les trois cuboïdes, et les doigts font directement suite aux os correspondants de la seconde rangée.

Les dents sont toujours brachyodontes et sélénodontes ; sauf chez les Dinocériens, qui sont hautement spécialisés, la formule est $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$.

1re FAMILLE. — PANTOLAMBDIDÉS.

Pantolambda Cope, du Paléocène de Puerco, est le plus primitif de tous les Amblypodes ; la taille relativement petite est celle d'un Cochon ; le fémur a trois trochanters, l'astragale a une petite trochlée pour l'articulation du tibia. La dentition, qui avait probablement la formule primitive, était plus primitive encore que celles des Condylarthres; elle se rattachait nettement à celles des Créodontes, par la disposition trituberculaire de ses molaires supérieures, tout à fait exceptionnelle chez les Ongulés sélénodontes. Les trois tubercules ont la forme d'un V, dont les deux externes s'unissent en un W. Les molaires inférieures ont deux tubercules en croissants ; les prémolaires ont à peu près la structure des molaires.

2e FAMILLE. — CORYPHODONTIDÉS.

Le fémur a encore un troisième trochanter, mais l'astragale n'a pas de trochlée, et sa facette tibiale est plane. Les membres étaient trapus, et l'allure de l'animal devait être celle d'un Ours, bien que la différence de structure de l'astragale entraînât forcément une marche assez différente.

La tête était massive, avec un museau court et allongé ; elle était remarquable par un fort rétrécissement en arrière des canines. L'arcade zygomatique était puissante et très écartée du crâne ; l'orbite n'était séparée en rien de la fosse temporale. Le front large se continue par la face supérieure du crâne, sans aucune espèce de crête.

Il y a 44 dents ; les incisives coniques, écartées les unes des autres; les canines assez volumineuses, mais non prolongées en défenses.

Les molaires sont quadricuspidées, les deux tubercules externes étant réunis par une crête en V, le tubercule antéro-externe

ayant lui-même la forme d'une arête transversale faiblement arquée, le postéro-interne étant très petit.

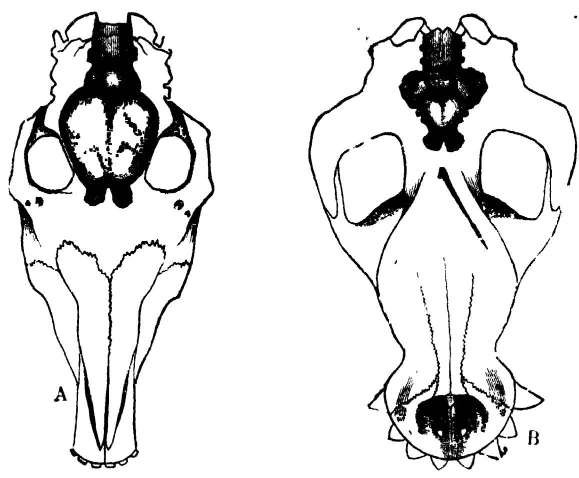


Fig. 545. — Comparaison du crâne du Cheval (A) et de *Coryphodon* (B), montrant le peu de développement du cerveau.

Les molaires inférieures sont formées de deux crêtes en V, ouvertes à l'intérieur, qui souvent se réduisent au jambage postérieur et se présentant alors comme deux crêtes presque transversales.

Coryphodon Owen (Éocène) ; 2 espèces européennes, *C. eocænus* Owen et *C. Oweni* Héb. Plus de 12 espèces dans l'Amérique du Nord (Wasatch, Wyoming).

A cette famille Ameghino rattache des formes de l'Amérique du Sud, mal conservées et des plus douteuses.

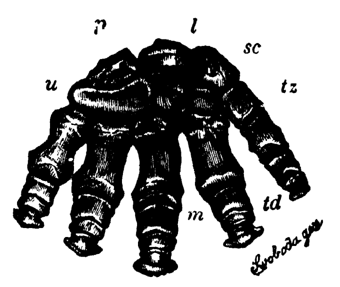


Fig. 546. — Pied antérieur de *Coryphodon*. Les os du carpe sont, de gauche à droite : 1re rangée : pyramidal, semi-lunaire, scaphoïde ; 2e rangée ; unciforme, grand os, trapézoïde, trapèze.

3e FAMILLE. — DINOCÉRATIDÉS.

Les Dinocériens sont tout à fait spéciaux aux couches du Bridger, qui forment le fond des vallées de Green-River et des cours d'eau voisins dans l'Uinta. Ils ont été connus par les recherches de Cope et surtout de Marsh, qui sous les auspices du gouvernement des États-Unis a rapporté de 1870 à 1882 plus de 200 individus.

Ils sont surtout caractérisés par les protubérances qui ornent

la surface supérieure du crâne, elles sont le plus souvent au nombre de 6 : deux sur la partie antérieure des nasaux : deux plus fortes, au niveau des maxillaires supérieurs ; enfin deux sur la partie latérale des frontaux.

La dentition est des plus spécialisées, elle a pour formule $\frac{0.1.3.3}{3.1.3.3}$. L'absence d'incisives supérieures, et le développement extraordinaire que prend la canine sont absolument caractéristiques. La canine supérieure, qui devait servir à la fois d'arme défensive et d'organe de préhension pour déraciner les plantes, se développe en défense et descend verticalement ou en se recourbant en arrière ; elle est consolidée par une remarquable dilatation de la portion symphysienne de la mâchoire inférieure, qui descend aussi bas que la canine. Une forte barre, au niveau laquelle le crâne se rétrécit, la sépare des molaires.

Les molaires supérieures ont trois tubercules réunis par deux crêtes de façon à former un V, ouvert à l'extérieur. Un tubercule postéro-interne se développe sur les molaires postérieures.

Les molaires inférieures ont deux crêtes transversales, qui se rejoignent à leur extrémité externe. Par comparaison avec celles de *Coryphodon*, on doit les considérer comme résultant chacune d'un tubercule en V, dont l'arête postérieure est seul conservée dans la crête antérieure, tandis que c'est l'arête antérieure par l'autre crête. Les incisives et les canines sont très peu développées, elles tombent facilement et sont rarement conservées.

On a comparé souvent les Dinocériens aux Proboscidiens à cause de leur taille, et de leur allure générale, mais le squelette est assez différent. Les vertèbres du cou sont hautes, sauf l'atlas. L'animal pouvait par suite atteindre le sol en baissant la tête.

L'humérus est plus fort que chez l'Éléphant, le radius et le cubitus sont également développés, mais moins croisés que chez les Éléphants. La patte antérieure est très différente ; tandis que chez les Éléphants les éléments sont rigoureusement sériés jusqu'à l'extrémité des doigts, il y a chevauchement, plus avancé encore que chez les autres Amblypodes : non seulement l'os crochu déborde sur le semi-lunaire, mais encore le grand os déborde sur le scaphoïde ; enfin, les métacarpiens alternent régulièrement avec les pièces de la seconde rangée du carpe.

Au membre postérieur la ressemblance est plus grande. Le bassin est large et évasé, le membre est vertical ; le fémur long avec deux trochanters seulement ; le tibia et le péroné normaux. Le tarse est bien plus sérié que le carpe ; il est semblable à celui de *Coryphodon*, et diffère par suite de l'Éléphant où

le cuboïde, outre son articulation calcanéenne, s'articule, non pas avec l'astragale, mais avec le naviculaire.

Les Dinocériens étaient de gigantesques animaux dont les plus petits étaient de la taille d'un Rhinocéros ou d'un Hippo-

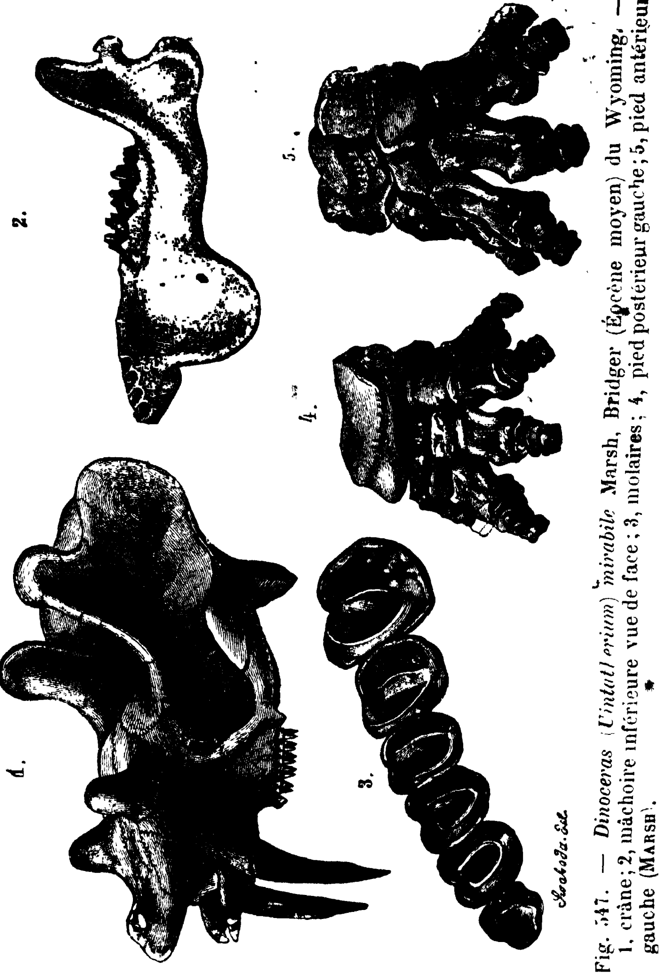


Fig. 547. — *Dinoceras* (*Uintatherium*) *mirabile* Marsh, Bridger (Éocène moyen) du Wyoming. — 1, crâne; 2, mâchoire inférieure vue de face; 3, molaires; 4, pied postérieur gauche; 5, pied antérieur gauche (Marsh).

potame : certains d'entre eux atteignaient 2 mètres de hauteur au garrot, et 4 mètres de longueur.

Elachoceras Scott, à protubérances nasales rudimentaires; celles du maxillaire et du frontal faiblement développées. Ce genre forme le passage des *Coryphodon* aux Dinocériens.

Dinoceras Marsh (= *Uintatherium* Leidy), comprend les formes

les plus petites; nasaux peu prolongés en avant; proéminences peu prononcées; il en existe parfois une quatrième paire entre les deux dernières habituelles. Canine droite. *D. mirabile* Marsh est la plus connue des 7 espèces.

Loxolophodon Cope (= *Tinoceras* Marsh). Protubérances beaucoup plus accentuées, les nasales dirigées en avant, et insérées sur des os nasaux très proéminents, dépassant le bord des mâchoires. Canine recourbée en demi-cercle. Ce sont les plus grandes espèces. Le crâne de *L. cornutus* Cope atteint 93 centimètres. — 17 espèces.

13e Ordre. — PROBOSCIDIENS (1).

Mammifères herbivores de grande taille, munis d'une longue trompe. 5 doigts à peu près égaux. Carpe sérié; une paire d'incisives seulement, soit aux deux mâchoires, soit à une seule. Pas de canines. Molaires lophodontes, formées de crêtes transversales, brachyodontes ou prismatiques.

Les Prosbocidiens sont de gigantesques Ongulés, dont l'origine est à peu près inconnue. Les trois genres principaux : *Dinotherium*, *Mastodon*, *Elephas*, montrent une différenciation progressive : *Dinotherium* s'écarte moins du type normal des Ongulés, mais un hiatus énorme sépare encore ce stade de spécialisation minimum de tous les autres Mammifères. Il importe seulement de faire remarquer que la sériation des pièces du carpe constitue un caractère primitif remarquable, tandis que la disposition des pièces du tarse est tout à fait spéciale, et ne peut être comparée, et encore de très loin, qu'à celle que nous venons d'étudier chez les Amblypodes. C'est également dans ce groupe qu'on trouve des animaux assez puissants pour être rapprochés à ce point de vue des Proboscidiens. Mais les Dinocériens sont spécialisés dans une toute autre voie, et tout au plus peut-on supposer l'existence d'un ancêtre commun inconnu, gigantesque, présentant des caractères généralisés, dont les descendants auraient divergé dans deux sens différents.

Le squelette des Proboscidiens est remarquablement lourd et massif, en particulier le squelette des membres. Il n'y a pas de clavicule. Le bassin est énorme, largement ouvert. Le fémur est presque vertical et n'a pas de troisième trochanter. Les deux os du second article des membres sont distincts et peu différents comme importance : le cubitus est plus fort que le radius,

(1) Cope, The Proboscidea. *Ann. nat.*, 1889. — Lydekker, *Cat. foss. Mam. Brit. mus.*, 1886, IV — Weithofer, *Beitr. Pal. Œst. Ung.*, 1890.

même vers le poignet, ce qui constitue une exception remarquable au type général. Le carpe est sérié, rigoureusement dans certains types, le plus souvent avec un léger chevauchement de la seconde rangée. Le central existe chez les jeunes, mais se soude d'assez bonne heure au scaphoïde. — Au tarse, le calcanéum s'articule au péroné, l'astragale au tibia. L'astragale est large, bas, mais porte une tête tibiale légèrement convexe et trochléiforme ; il ne porte que le scaphoïde. Cet os, très plat et très élargi, porte non seulement les trois cunéiformes, mais une partie du cuboïde, qui pour le reste s'articule au calcanéum. Les doigts sont au nombre de 5, presque égaux au membre antérieur, les 2 externes notablement plus petits à la patte postérieure. Ils sont englobés dans une masse charnue commune, et ne sont visibles à l'extérieur que par les larges sabots plats qui recouvrent leur extrémité.

Le crâne est remarquable par les énormes cavités dont sont creusés presque tous les os qui le composent. Il en résulte que les dimensions des os dépassent même celle de la cavité crânienne.

La *dentition* ne renferme que des incisives et des molaires. Les *incisives*, ou *défenses*, sont au nombre d'une paire soit aux deux mâchoires soit à l'une d'elles seulement. Ce sont des dents coniques, à croissance continue, droites ou recourbées, presque entièrement formées d'ivoire. Chez certains Mastodontes, il existe sur la surface antérieure de la dent une large bande d'émail; on n'en trouve qu'un très faible revêtement, vite détruit par l'usage, chez les jeunes Éléphants. Pas de canines.

Les *molaires* sont toujours lophodontes, et formées de crêtes transversales plus ou moins nombreuses. Leur nombre est d'autant plus grand qu'on s'adresse à des dents placées plus en arrière. Chez *Dinotherium*, il n'y a que deux ou trois crêtes. Chez *Mastodon*, il y en a de 2 à 5; chez *Stegodon* leur nombre peut aller à 13, chez *Elephas* enfin à 27.

Ces dents sont brachyodontes, dans les deux premiers genres. Dans *Stegodon*, les vallées s'approfondissent et commencent à se combler de cément. Dans *Elephas*, la dent devient tout à fait hypsélodonte.

La détermination des molaires présente chez les Proboscidiens les plus spécialisés de réelles difficultés. Dans le genre *Dinotherium*, il existe trois molaires de lait. Le remplacement des dents se fait comme d'habitude. Les trois molaires sont remplacées par deux nouvelles dents, en arrière desquelles apparaissent trois autres dents. Il y a donc dans ce genre 2 prémolaires et 3 vraies molaires et la formule est incontestablement $\frac{0\ 0\ 2\ 3}{1\ 0\ 2.3}$.

Les cinq dents ainsi formées existent simultanément sur chaque moitié de mâchoire, et fonctionnent toutes à la fois.

Le plus grand nombre des espèces du genre *Mastodon* présente un mode de remplacement identique. Il existe $\frac{3}{3}$ molaires de lait (1), et dans la plupart des cas les deux postérieures, ou même les trois molaires (*M. productus*) sont remplacées de bonne heure par des prémolaires, qui se sont développées au-dessous. En arrière de celles-ci se formait les trois vraies molaires. La formule de ces espèces est donc $\frac{1 \quad 0.\ 2\ (3)\ \ 3}{1\ (0)\ 0.\ 2\ (3).\ 3}$, les molaires successives étant $(D_1D_2D_3)$ $P_3P_4M_1M_2M_3$. Mais dans un second groupe d'espèces du genre *Mastodon*, les molaires de lait tombent sans être remplacées par d'autres dents ; il n'y a donc pas alors de prémolaires, et la formule est $\frac{1. \quad 0\ 0\ 3}{0(1).\ 0.\ 0\ 3}$ et pour les molaires $(D_1D_2D_3)$ $M_1M_2M_3$. Le développement des dents se fait très lentement. Tout d'abord il n'y a dans la bouche que les deux prémolaires (ou les dents de lait correspondantes) et M_1. Avant que M_2 apparaisse, la première prémolaire a disparu, et ainsi de suite. Il n'y a donc jamais plus de 3 molaires fonctionnant sur chaque moitié de mâchoire.

Le genre *Stegodon*, qui fait le passage de *Mastodon* à *Elephas*, n'a jamais de prémolaires.

Enfin dans le genre *Elephas* proprement dit, il n'existe pas non plus de prémolaires (sauf dans *E. planifrons*). Les seules molaires qui se développent sont des molaires de lait, au nombre de 3, sur chaque moitié de mâchoire, et en arrière 3 molaires définitives. Mais ces molaires ne se développent que successivement au fur et à mesure que les dents précédentes s'usent. Il n'y a ainsi jamais plus de 2 molaires fonctionnant en même temps sur chaque rameau, et en général une seule existe. C'est ce que l'on a appelé remplacement latéral, mot impropre, car il n'a évidemment aucun rapport avec le remplacement normal des dents, remplacement dit vertical. C'est une simple modification de ce processus normal d'évolution de la dentition

Les Proboscidiens ont probablement d'abord apparu en Asie ou en Afrique. Ils ont de là passé en Europe et dans l'Amérique du Nord, où ils apparaissent au Miocène moyen. Ils n'ont envahi l'Amérique du Sud qu'à la fin du Pliocène ou même au Quaternaire. Ils se groupent très naturellement en deux familles, rameaux parallèles, issus des Proproboscidiens théoriques.

1re FAMILLE. — DINOTHÉRIIDÉS.

Dinotherium Kaup peut être considéré à divers titres comme le moins spécialisé de tout l'ordre. Mais cette branche n'a pas prospéré et s'est éteinte rapidement. *Dinotherium* est localisé dans le Miocène moyen et supérieur de l'Europe et de l'Asie méridionale. C'était un animal gigantesque. L'humérus et le tibia avaient 1 mètre de long, et le corps tout entier ne devait pas être inférieur à $4^{m},50$. La dentition est très caractéristique. Elle a pour formule : $\frac{0\ 0.2.3}{1\ 0\ 2\ 3}$. Les deux incisives inférieures, les défenses, étaient très puissantes, recourbées et dirigées vers le bas. Elles sont insérées près de la symphyse de la mandibule,

(1) Nous désignerons dans la suite les molaires de lait par la lettre D.

qui à son extrémité est recourbée presque à angle droit, vers le bas.

Les molaires comprennent tout d abord trois molaires de lait, un peu plus compliquées que les prémolaires correspondantes. M_1 apparaît peu de temps après, et ce n'est qu'alors que les molaires de lait sont remplacées par les prémolaires, et que les autres molaires apparaissent. Quand la dentition définitive est complète, il existe sur chaque moitié de mâchoire cinq dents, qui, par comparaison aux Ongulés à dentition pleine, doivent être déterminées $P_3 P_4, M_1 M_2 M_3$.

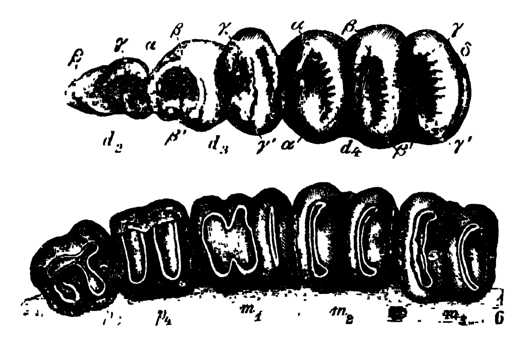


Fig. 548. — *Dinotherium giganteum* Kaup. Miocène supérieur. — A, molaires supérieures ; B, molaires de lait inférieures (× 3/8) (GAUDRY).

Toutes ces dents sont presque carrées, biradiculées, et assez semblables aux molaires inférieures de Tapir pour que Cuvier ait décrit d abord ces dents comme appartenant à un Tapir gigantesque. Elles portent toutes des crêtes transversales, séparées par de profondes vallées. Ces crêtes sont au nombre de deux, sauf sur M_1 où il y en a trois. Les prémolaires ont en outre une crête marginale externe surtout nette à la première prémolaire.

Cope reconnaît quatre espèces de *Dinotherium*, dont deux européennes et deux indiennes.

D. giganteum Kaup est caractéristique du Miocène supérieur d'Eppelsheim, du Wurtemberg, de Vienne, du Languedoc, du Léberon, de Pikermi et de Samos.

2e FAMILLE. — ÉLÉPHANTIDÉS.

Les Éléphantidés ont prospéré bien davantage, et persistent encore dans le genre unique *Elephas*, réduit à deux espèces : l'une africaine, l'autre indienne. Les incisives supérieures existent toujours, les inférieures étant plus faibles et manquant

souvent. Les molaires sont très grandes et ont toujours plus de deux crêtes transversales.

Mastodon Cuv. Défenses peu recourbées aux deux mâchoires. Molaires brachyodontes, à couronne revêtue d'émail sans aucun dépôt de cément; tubercules disposés en rangées transversales, ou réunis en crêtes transversales. Des tubercules intermédiaires se dressent parfois dans le fond des vallées. Les défenses sont en général droites ou faiblement recourbées, souvent avec un ruban d'émail à sa face externe, au moins dans la jeunesse.

Parmi les molaires, trois au plus sont simultanément en fonction. On peut dans cette série distinguer un groupe de trois

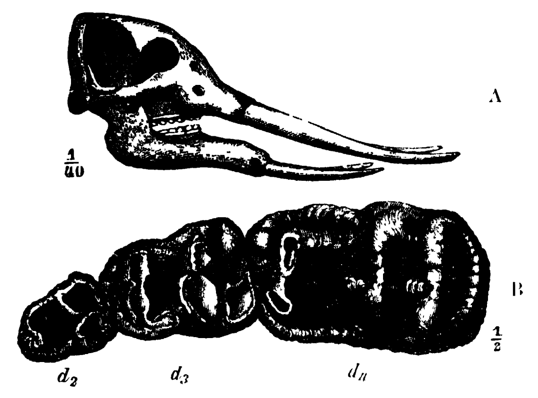


Fig. 549. — *Mastodon angustidens* Cuv. Miocène de Simorre. — A, crâne B, molaires de lait supérieures (Gaudry).

dents successives, qui ont le même nombre de tubercules : ce sont M_1 et M_2 et la dent précédente (D_3 ou D_4). Ce sont les *dents intermédiaires*. Elles servent d'après Falconer à caractériser les sous-genres.

Trilophodon Falc. Dents intermédiaires à 3 crêtes ou à 3 rangées de tubercules, M_3 avec 4 rangées. *M. turicensis* Schinz. Miocène moyen d'Europe (fig. 500). *M. angustidens* Cuv. 4 défenses. Miocène moyen et supérieur d'Europe et d'Asie (fig. 549). *M. americanus* Cuv. Incisives inférieures rudimentaires.

Tetralophodon Falc. Dents intermédiaires à 4 crêtes ou rangées de tubercules; M_3 à 5 rangées. *M. longirostris* Kaup., 4 défenses, Pliocène inférieur d'Eppelsheim. *M. arvernensis* Cr. et J., 2 défenses supérieures. Pliocène d'Europe.

Des formes de passage relient ces deux sous-genres l'un à l'autre.

Stegodon Falc. est un genre exactement intermédiaire entre

les deux autres. Il n'y a plus que les incisives supérieures, les inférieures manquent, et il n'existe pas de prémolaires. Les molaires ont des vallées plus profondes, mais déjà un peu envahies par le cément. Les molaires de lait ont de quatre à six crêtes, les vraies molaires de six à douze. Du Miocène au Quaternaire de l'Asie méridionale et occidentale (fig. 550).

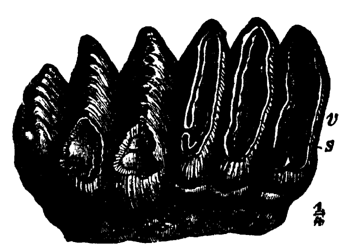
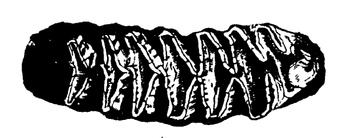


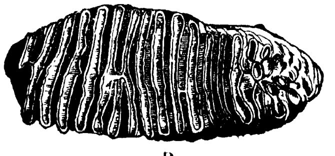
Fig. 550. — *Stegodon Clifti* Falc. (*Mastodon elephantoides* Clift) Irawadi. Molaire supérieure. — D, denture ; S, émail ; *v*, bord antérieur (CLIFT).

Elephas L. Incisives supérieures seules présentes, parfois précédées de petites incisives de lait. Les prémolaires n'existent que dans *E. planifrons* Falc. et C. La formule générale est $\frac{1.0.3}{0.0.3}$. Une seule molaire fonctionne à la fois, tout au plus deux peuvent coexister.

Les crêtes deviennent très nombreuses, et peuvent atteindre le nombre de vingt-sept. Elles sont très hautes, et les vallées profondes et étroites sont absolument comblées de cément. Le



A



B

Fig. 551 — A, molaire d'*Elephas primigenius* Blum. — B, molaire d'*Elephas* (*Loxodon*) *africanus* Blum.

nombre des crêtes s'accroît à chaque dent, les dents intermédiaires ne présentent plus l'isomerie que nous avons signalée chez *Mastodon*.

Falconer a distingué deux sous-genres très peu distincts :

1° *Loxodon* à crêtes relativement peu élevées et de section losangique. Ancien continent. *Elephas africanus* L. *Elephas meridionalis* Nesti. Molaires relativement larges et basses, rubans d'émail épais, peu plissés, presque parallèles. Pliocène supérieur (ou Quaternaire) d'Europe.

2° *Euelephas* Falc. Molaires à couronnes élevées. Crêtes très nombreuses, rubans d'émail parallèles. Siwalik supérieur de l'Inde, vint en Europe au Quaternaire et aussi en Amérique.

E. antiquus Falc. Le plus grand des Éléphants et de tous les Mammifères terrestres. Défenses longues, faibles et légèrement

recourbées. Molaires à couronne très haute et très étroite; émail fortement plissé, vallées de cément assez large. *E. indicus* L. Actuel dans l'Inde. *E. primigenius* Blum , le Mammouth, est l'espèce culminante du genre. Défenses énormes, fortement recourbées, pouvant atteindre 5 mètres de long et peser 250 livres.

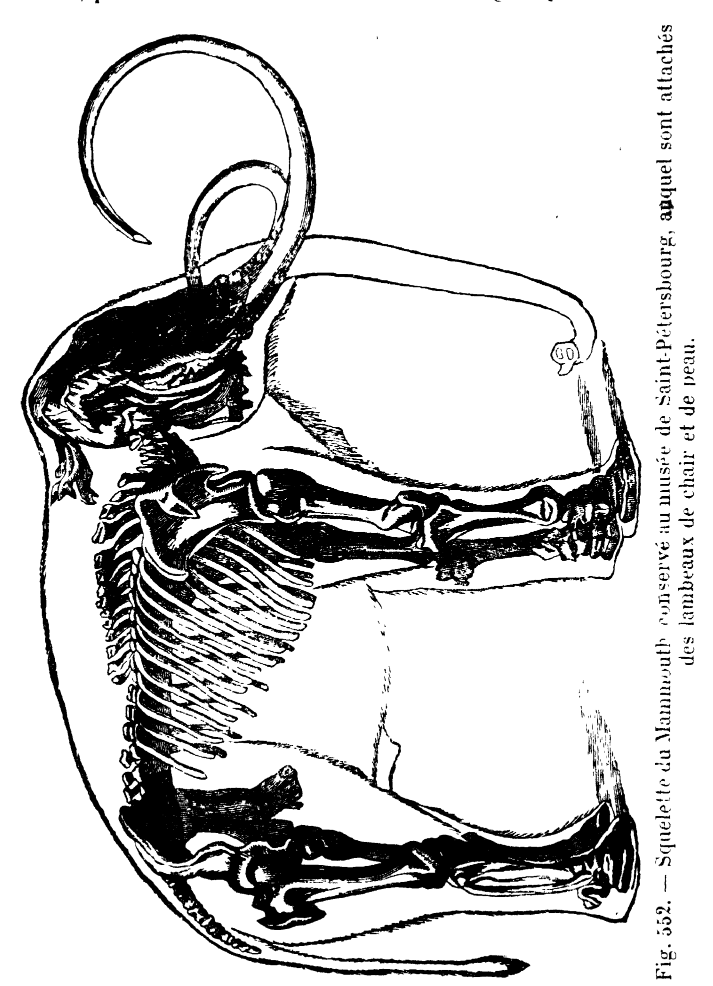


Fig. 552. — Squelette du Mammouth conservé au musée de Saint-Pétersbourg, auquel sont attachés des lambeaux de chair et de peau.

Molaires plus larges que dans l'espèce précédente; crêtes plus nombreuses, mais plus étroites, presque lamelleuses. C'est l'une des formes les plus caractéristiques du Quaternaire de l'Europe centrale. Il s'étend, en Italie, jusqu'à Rome ; en Espagne, jusqu'à Santander. Il n'existait ni en Scandinavie, ni en Finlande. Par contre, la Sibérie en nourrissait de nombreux troupeaux, et on

estime à cent paires le nombre de défenses qu'on en tire annuellement depuis deux siècles. On a même retiré des Mammouths complets, avec la chair et la peau, du sol glacé de la Sibérie (1). Il avait pénétré dans l'Amérique du Nord par l'Alaska, et s'y étendait jusqu'au Mexique.

14e Ordre. — TOXODONTES (2).

Tarse sérié, constitué comme chez les Condylartres. Carpe sérié ou alterné. Molaires à croissance continue, lophodontes.

Nous réunissons dans cet ordre, à l'exemple de Burmeister, Lydekker et Ameghino, des Ongulés fossiles appartenant tous à l'Amérique du Sud, et caractérisés par la spécialisation remarquable de leur dentition. Cette dentition rappelle celle des Rongeurs, mais ce n'est évidemment qu'un phénomène de parallélisme, car la structure lophodonte des tubercules se rattache nettement à la disposition réalisée chez la plupart des Ongulés.

La dentition est, en général, complète, et présente la formule primitive $\frac{3\,1\,4\,3}{3\,1\,4\,3}$, mais elle peut aussi se réduire jusqu'à $\frac{1\,0\,2\,3}{2\,0\,1\,3}$. Les incisives sont très fortes, proclives, taillées en biseau, comme celles des Rongeurs. La face antérieure seule présente un revêtement d'émail. Souvent I_3 est rudimentaire. Il en est toujours de même des canines, qui peuvent même manquer. Les molaires sont prismatiques, en général, avec une racine ouverte indiquant une croissance continue. Sur la couronne, l'usure transforme les tubercules en des îlots d'ivoire entourés de rubans d'émail, et plus ou moins confluents. Il est toujours possible d'y reconnaître la forme en V ou en croissant, qui est si caractéristique des Ongulés, et qui éloigne les Toxodontes des Rongeurs.

Cope place les Toxodontes parmi les Taxéopodes, à côté des Condylarthres. Le tarse est, en effet, sérié, l'astragale ne s'articulant qu'avec le naviculaire. Quant au carpe, il est sérié chez les Typothériens, mais assez nettement alterné chez les Toxodon-

(1) On en a trouvé deux exemplaires: en 1799 un pêcheur Tongouse en découvrit un à l'embouchure de la Léna. Sept ans plus tard Adams l'acheta 8,000 roubles pour le musée de Saint-Pétersbourg, qui possède le squelette entier, des fragments de peau sur la tête et les yeux, et des lambeaux de l'épaisse fourrure brune qui recouvrait l'animal, et qui pouvait atteindre sur la tête 1 mètre de long. Le reste avait été mangé par les chiens et les animaux sauvages. Un second a été trouvé en 1846 par le lieutenant Berkendorf dans la Toundra de Indigerka. Une expédition tentée en 1865 par F. Schmidt pour en rapporter un squelette n'a pu trouver que des débris isolés.

(2) Ameghino, *Bol.* et *Act.* de la Ac. cienc. de Cordoba. 1883, 86, 87, 89, 92. — Burmeister. *Ann. museo de Buenos Ayres.* 1867, 1885, 1891. — Cope, *Proc. Am. Phil. Soc.*, 1881.

tidés (Burmeister). D'ailleurs, les Toxodontes ont peu de rapport avec les Condylarthres, et doivent tirer leur origine de formes ancestrales inconnues, auxquelles se rattachent aussi les Amblypodes et les Proboscidiens (Zittel).

Les Toxodontes se divisent en deux groupes très naturels, assez différents au point de vue de leurs caractères ostéologiques pour que Zittel en ait fait deux divisions indépendantes du groupe des Ongulés : les Toxodontes proprement dits et les Typothériens. Toutefois, la parenté des deux groupes n'est pas douteuse ; ce sont très certainement deux groupes ayant même origine, et leur commune adaptation permet de les réunir dans le même ordre, comme l'ont admis Burmeister, Ameghino et Lydekker.

1er SOUS-ORDRE — TOXODONTES (*PROPREMENT DITS*).

Animaux lourds, à trois doigts, semi-plantigrades, le doigt médian dépassant les doigts latéraux. Pièces du carpe alternant, mais au tarse l'astragale ne s'articule qu'avec le scaphoïde ; le péroné s'articule au calcanéum, le fémur n'a que deux trochanters. Les trois incisives inférieures persistent toujours.

Les Homalodonthéridés, très généralisés, et de position systématique un peu incertaine, rattachent les Toxodontes aux Ongulés les moins spécialisés. Chez *Homalodontherium* Huxley, les incisives sont coniques, les molaires brachyodontes, les pieds ont cinq doigts presque égaux. Il se rattache aux Toxodontes proprement dits par le genre *Astrapotherium* Burm., intermédiaire pour la dentition.

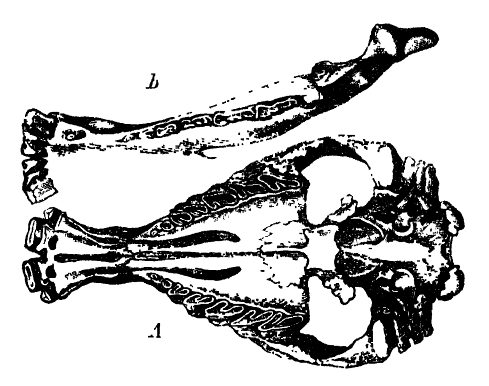


Fig. 553. — *Toxodon Burmeisteri* Gieb. Pampéen, Rép. Argentine. A, crâne, face inférieure ; B, mâchoire inférieure (× 1/2).

Nesodon Ow., type des NÉSODONTIDÉS, est connu seulement par son crâne, remarquable par son arcade zygomatique puissante, dirigé obliquement. Ce genre montre la réduction de $\underline{I_3}$, de $\underline{C}$ et de $\overline{C}$. Les molaires ont deux ilots en croissants. Éocène (Santa-Cruzien) de Patagonie.

Les TOXODONTIDÉS sont connus par des squelettes presque entiers de *Toxodon* Ow. Ces types montrent une spécialisation plus prononcée : $\underline{I_3}$ et $\underline{C}$ ont disparu ; C et $\underline{I_1}$ sont rudimentaires ; $\underline{I_1}$ et $\underline{I_2}$ sont tout à fait semblables à celles des Rongeurs. L'aspect du crâne est rendu étrange par une forte constriction de la région correspondant à un large diastème, à la place où devaient être I_3 et $\underline{C}$. Dix espèces de l'Oligocène au Pliocène de Patagonie.

2e SOUS-ORDRE — TYPOTHERIENS.

Animaux de taille plus réduite, pourvus de clavicules. 5/5-4 doigts. Fémur à trois trochanters. La dentition présente les plus grandes analogies avec celle des Toxodontes, et subit les mêmes réductions.

Il est intéressant de constater dans ce groupe un très grand nombre de caractères réalisés de nos jours chez l'*Hyrax*, et indiquant une parenté certaine. Les formes anciennes (PROTYPOTHÉRIIDÉS) présentent, comme on doit s'y attendre, une spécialisation moins avancée. Elles sont presque exclusivement localisées dans l'Eocène (Santa-Cruz) ; le genre type, *Protypotherium* Am., persiste jusqu'au Miocène supérieur (Araucanien). Il existe cinq doigts aux quatre membres, les pièces du carpe sont seriées, le central est distinct. La dentition ne présente aucun diastème. Formule $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Incisives et canines semblables, presque également développées ; prémolaires et molaires à couronne plus ou moins cornée, divisée en deux lobes par une encoche interne, dont l'importance croît suivant la position des dents d'avant en arrière.

Les formes plus récentes (TYPOTHÉRIIDÉS) sont bien plus spécialisées. Il n'y a plus que quatre doigts en arrière ; les pièces du carpe sont alternées, la centrale n'existe plus. Le péroné ne s'articule plus avec le calcanéum, mais avec l'astragale. La formule se réduit graduellement. Chez *Pachyrucos* Amegh., qui apparaît déjà dans l'Éocène, elle est $\frac{1.0.3.3}{2.0.3.3}$. Mais dans le genre *Typotherium* Brav., qui apparaît seulement au Miocène supérieur et persiste jusqu'au Pampéen (Pliocène), elle devient $\frac{1.0.2.3}{2.0.1.3}$. $\underline{I_1}$ et $\overline{I_1}$ sont larges, fortes, revêtues extérieurement d'émail et de cément ; $\overline{I_2}$ est très réduite. A la place des canines, un diastème

aux deux mâchoires; les molaires, en rangées continues, sont recourbées, les supérieures en dedans, les inférieures en dehors.

15e Ordre. — HYRACOIDES.

Petits Ongulés se rattachant aux Condylarthres par la disposition sériée des os du carpe et du tarse, mais spécialisation bien plus grande, les rattachant nettement aux Toxodontes. 4 doigts en avant, 3 en arrière. Dentition $\frac{1.0.4.3}{2.0.4.3}$ rappelant celle des Rongeurs. Molaires brachyodontes et lophodontes semblables à celles de beaucoup d'Ongulés. Incisives grandes, à croissance continue, scalpriformes.

Un seul genre actuel, *Hyrax* Herm., des côtes occidentales de l'océan Indien.

Les Hyracoïdes, inconnus à l'état fossile, sont évidemment des restes d'une branche latérale des Ongulés primitifs qui ont donné naissance aux Toxodontes et notamment aux Typothériens.

5e *Groupe — Thalassothériens.*

Mammifères de grande taille, marins, dont l'organisation montre une forte adaptation à la vie aquatique : pas de poils ; membre antérieur transformé en nageoire ; pas de membre postérieur ; bassin nul ou rudimentaire, queue transformée en nageoire horizontale.

16e Ordre. — CÉTACÉS (1).

Thalassothériens carnivores : exclusivement marins ; cou non distinct du tronc ; lèvres dépourvues de soies. Dents coniques, toutes semblables, pouvant manquer.

Origine. — L'ordre des Cétacés est certainement le groupe le mieux défini de toute la classe des Mammifères. Le genre de vie tout spécial auquel ils sont adaptés a entraîné des modifications anatomiques considérables et le plan général du corps se rapproche de ce que l'on voit chez les Poissons et chez les grands Sauriens jurassiques. Aussi a-t-on proposé de les considérer comme descendant directement de ces derniers, et comme n'appartenant pas à la souche généalogique des Mammifères terrestres. Cette hypothèse est en contradiction avec le plus grand nombre des faits anatomiques et doit être rejetée. Les Cétacés sont à coup sûr des Mammifères adaptés à la vie pélagique. Mais comment s'est produite cette adaptation ? La Paléontologie comme l'Anatomie comparée ne nous donnent que des renseignements vagues à cet égard. *Zeuglodon* (Eocène), qui, bien que nettement Cétacé, a conservé un plus grand nombre des caractères

(1) Van Beneden et Gervais, *Ostéographie des Cétacés*. — Van Beneden. *Bull. Ac. Roy. de Belgique*, 1835-80. — Cope. The Cetacea, *Am. nat.*, 1890.

généraux des Mammifères terrestres, nous montre bien nettement que les Cétacés descendent de ces derniers ; mais il ne nous indique en aucune façon de quel ordre de Mammifères terrestres ils tirent leur origine.

Les Pinnipèdes, qui sont des Carnivores marins, sont beaucoup moins adaptés à la vie pélagique. Ils peuvent jusqu'à un certain point nous montrer le mécanisme de cette adaptation, mais il ne semble pas y avoir de parenté directe entre eux et les Cétacés. Ces derniers n'ont pas de membres postérieurs, et le rôle qu'ils jouent chez les Phoques est dévolu à la nageoire caudale. Or, il est difficile d'admettre que les pattes postérieures très fonctionnelles chez les Phoques aient subi une régression aussi complète, et que leur rôle ait été transmis à la queue, qui chez ces animaux est rudimentaire. La puissance de la queue des Cétacés nous montre que leurs ancêtres avaient une queue forte, dont ils se servaient sans doute déjà comme de gouvernail comme cela a lieu chez certaines Loutres. D'autre part, le crâne et la colonne vertébrale sont construits d'une façon toute différente. Seules les dents de *Zeuglogon* pourraient être comparées aux molaires des Phoques, mais cela ne suffit pas pour en conclure à un lieu phylogénitique.

Le crâne de *Zeuglodon* peut d'autre part facilement être comparé à celui des Ongulés primitifs; d'autre part, la complexité de l'estomac, l'allongement du larynx, la disposition des organes génitaux et des membranes fœtales des Cétacés rappellent assez bien les faits anatomiques qu'on rencontre chez les Ongulés. Aussi a-t-on une tendance à rechercher dans ce dernier groupe l'origine des Cétacés. Mais il faut reconnaître que les preuves invoquées ne sont pas d'une absolue évidence.

Colonne vertébrale. — Le corps des Cétacés est pisciforme, la tête fait suite au tronc sans ligne de démarcation, sans cou distinct, et l'extrémité extérieure est munie d'une nageoire horizontale, dépourvue de squelette osseux.

Les os sont généralement caverneux, comme spongieux et imprégnés d'une substance grasse. Les vertèbres cervicales sont au nombre de sept, comme chez tous les Mammifères, mais très réduites, et peuvent, dans certaines espèces, se fusionner complètement. Il n'existe pas de sacrum. Les vertèbres caudales, lombaires, et les dernières dorsales ne sont pas réunies par des zygapophyses. Aussi sont-elles très mobiles, n'étant rattachées que par les puissants disques intervertébraux. Les vertèbres caudales ont de puissants arcs hémaux ou os en chevron. Les côtes ne sont que faiblement articulées aux vertèbres dorsales ;

du moins chez les Mysticètes, et le capitulum est rudimentaire et n'est relié au corps des vertèbres que par un ligament.

Crâne. — Le crâne est particulièrement modifié, la boîte crânienne est haute et courte, presque sphérique. Le supra-occipital s'étend en avant jusqu'au frontal, rejetant latéralement les pariétaux, qui n'atteignent par suite pas la ligne médiane. Les narines externes sont placées à la région supérieure du crâne, disposition favorable à la respiration aérienne d'animaux aquatiques, et protégées en arrière par les deux nasaux courts, rudimentaires chez les Denticètes. En avant de cette ouverture nasale se trouve un long museau formé par les maxillaires, les prémaxillaires, le vomer et le mésethmoïde.

La région otique du crâne est particulièrement intéressante. Le squamosal, le pétreux ou périotique, et le tympanique ne se soudent pas et restent séparés constamment chez les Denticètes ; les deux derniers os se soudent chez les Baleines. Le périotique est un os massif, irrégulier, formé d'une portion centrale hémisphérique où est creusée l'oreille, et de deux ailes latérales. La surface interne porte le conduit auditif interne ; la surface externe où se voient les fenêtres ronde et ovale est recouverte par le tympanique, os épais, creusé d'une grande cavité et contenant d'ailleurs toutes les dépendances de l'oreille moyenne. Ces os otiques, toujours parfaitement conservés, donnent des caractères très nets pour la spécification.

Membres. — Il n'y a pas de clavicule. Le membre antérieur est réduit à l'état de nageoire immobile, l'articulation scapulo-humérale étant seule parfaitement libre.

Tous les os du membre sont nettement distincts, mais aplatis. Les doigts sont au nombre de 5 ou de 4 ; le 2e et le 3e sont très allongés, et ont un grand nombre de phalanges, caractère unique chez les Mammifères, et rappellant seulement les Ichthyoptérygiens et les Sauroptérygiens. Cet hyperphalangisme peut être expliqué par deux hypothèses. Suivant Weber, Ryder et Baur, le cartilage correspondant à la dernière phalange se serait secondairement divisé en un grand nombre de pièces. Suivant Kükenthal au contraire, les pièces supplémentaires seraient dues à l'ossification directe des épiphyses, qui seraient restées distinctes des diaphyses, et auraient atteint les mêmes dimensions.

Les membres postérieurs manquent totalement ; mais la ceinture pelvienne est représentée par une paire d'os styliformes, placés longitudinalement, reliés à la colonne vertébrale par des téguments et qu'on considère en général comme le reste des ischions.

Dans quelques espèces on trouve d'autres îlots cartilagineux, qu'on considère comme représentant les autres os de la ceinture et les pièces des membres eux-mêmes.

Les dents, très variables, peuvent être hétérodontes, homodontes, ou bien manquer complètement.

Classification. — Les caractères que nous venons d'indiquer sont ceux des Cétacés typiques, dont les deux sous-ordres, les *Denticètes* et les *Mysticètes*, sont encore représentés à l'époque actuelle. Leurs restes se retrouvent dans toute l'étendue des terrains tertiaires. On doit considérer comme constituant à lui seul un sous-ordre spécial, moins différencié que les deux autres, et par suite plus rapproché de la souche originelle, le genre *Zeuglodon*, dont on a trouvé les débris dans les couches tertiaires d'un grand nombre de régions.

1er SOUS-ORDRE. — ARCHÆOCÈTES.

Dentition hétérodonte, $\frac{3.1.5}{3.1.5}$ précédée par une dentition de lait mal connue. Toutes les dents écartées les unes des autres. In-

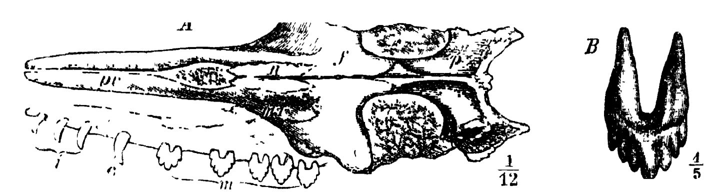


Fig. 554. — *Zeuglodon cetoides* Ow. Éocène de l'Alabama. — A, crâne vu par-dessus et mâchoire vue de côté ; *f*, frontal ; *mx*, maxillaire ; *n*, nasal : *p*, pariétal, *pr*, intermaxillaire ; *i*, incisives ; *c*, canine : *m*, molaire. — B, une molaire.

cisives coniques, un peu crochues, comme des dents de Reptiles. Canine semblable, mais plus grande. Les cinq molaires sont comprimées latéralement et leur bord tranchant est garni de denticules ; elles ont deux racines.

Tête basse allongée, déjà spécialisée. Pariétaux contigus sur la ligne médiane ; os nasaux allongés ; prémaxillaires grands. Vertèbres cervicales allongées, et toutes libres. Doigts légèrement mobiles. Pas de sacrum ni de membre postérieur.

Le genre *Zeuglodon* Owen appartient seul à ce sous-ordre, et une seule espèce est bien connue : *Z. cetoides* Owen, dont la longueur dépasse 20 mètres. Eocène des Etats-Unis, de l'Europe et de l'Égypte (fig. 554).

2e SOUS-ORDRE. — DENTICÈTES.

Crâne plus ou moins dissymétrique sur sa face supérieure. Os nasaux rudimentaires, conduits nasaux dirigés en haut et en arrière. Os maxillaires dilatés en arrière, recouvrant en partie la portion orbitaire du frontal. Os tympanique distinct du périotique qui n'est fixé au reste du crâne que par un ligament. Côtes antérieures s'articulant aux vertèbres par leur tête et leur tuberculum. Sternum formé de plusieurs pièces et s'articulant toujours avec plusieurs côtes.

Un premier type très archaïque, renferme le genre *Squalodon* Grateloup, et doit former à lui seul une famille caractérisée par la différenciation des dents en canines, incisives, prémolaires coniques, uniradiculées, et en molaires à 2 ou 3 racines ressemblant à celles de *Zeuglodon*. $\frac{3\,1\,4\,7}{3\,1\,4\,7}$ C'est un type intermédiaire entre *Zeuglodon* et les Dauphin, ressemblant au premier par les dents, aux seconds par les caractères du crâne. Il est presque cosmopolite depuis le Miocène moyen jusqu'au Quaternaire, mais surtout en Europe.

Toutes les autres familles de ce sous-ordre sont représentées à l'époque actuelle.

Les PLATANISTIDÉS ont laissé depuis le Miocène de nombreux restes plus ou moins incomplets, répartis dans une douzaine de genres : *Schizodelphis* Gerv., *Champsodelphis* Gerv. Les DELPHINIDÉS, appartenant aux genres actuels, sont connus depuis le Miocène : *Delphinus* L. Miocène. *Orca* Gray (Pliocène), etc.

Les PHYSÉTÉRIDÉS, aussi fossiles depuis le Miocène, sont identiques ou voisins des genres actuels : *Physeter* L. (Pliocène) ; *Hyperoodon* Lacép. (Crag anglais) ; etc.

3e SOUS-ORDRE. — MYSTICÈTES.

Surface supérieure du crâne entièrement symétrique ; les nasaux bien développés, courts, bordent les narines externes ; canaux nasaux dirigés en avant ; maxillaires arrivant jusqu'au bord extérieur du frontal, mais ne le recouvrant pas. Os tympanique soudé au périotique. Mandibules sans symphyse proprement dite. Côtes s'articulant seulement avec les apophyses transverses. Sternum composé d'une seule pièce et s'articulant avec une seule paire de côtes. Pas de dents à l'état adulte, mais des fanons.

Les Mysticètes apparaissent dans le Miocène, mais prennent

leur développement surtout dans le Pliocène ; le Crag d'Anvers a fourni des quantités énormes de leurs ossements, actuellement au musée de Bruxelles. Ces débris sont du reste fort peu variés. On les a répartis en 14 genres assez peu différents des genres actuels. A côté des *Balænoptera* et des *Megaptera* abondants dans le Crag d'Anvers, il faut placer *Plesiotus* v. Ben. et *Cetotherium* Brandt, caractérisés par la forme du tympanique, amincie à son extrémité antérieure. Dans le groupe des *Balæna* proprement dites, se rangent des formes voisines, *Balænotus* v. Ben., *Palæocetus* Gray, ce dernier du Glaciaire d'Ely en Angleterre, etc.

Il est assez difficile de décider quel est le plus primitif des deux sous-ordres précédents. D'une part, la présence des dents indique une régression moins grande chez les Denticètes que chez les Mysticètes ; ces derniers sont sous beaucoup de rapports plus spécialisés, notamment par l'articulation très particulière des côtes à la colonne vertébrale, par la réduction du sternum, et par la présence de diverticules énormes de l'appareil circulatoire, adaptés à un long séjour dans l'eau. Cependant, d'autre part, ces mêmes Mysticètes sont par certains caractères moins éloignés du type Mammifère ordinaire que les Denticètes, notamment par la symétrie plus grande du crâne, par la séparation des narines externes, par la présence d'un organe olfactif, par les connexions du périotique avec le crâne, par le caractère plus normal de la main, et le développement plus complet de ses muscles, enfin, par la présence d'organes rudimentaires, représentant non seulement le bassin, mais les os des membres postérieurs, leurs ligaments et leurs muscles.

Il est donc permis de conclure que les deux sous-ordres de Cétacés ne dérivent pas l'un de l'autre, mais se sont développés parallèlement, par dérivation d'ancêtres communs, et spécialisation dans des sens divergents (Flower).

17e Ordre. — SIRÉNIENS (1).

Thalassothériens herbivores, pouvant vivre dans l'eau douce. Cou distinct. Dents divisées au moins en incisives ou molaires, pouvant manquer.

Les Siréniens, représentés à l'époque actuelle par les deux genres *Manatus* et *Halicore*, ont été longtemps réunis aux Cétacés à cause de la forme extérieure de leur corps, de la dispari-

(1) Cope, *Am. nat.*, 1890. — Dollo, *Bull. Soc. belge de Géol.*, 1889.

tion des membres postérieurs, de la transformation en nageoire des membres antérieurs, et de la présence d'une nageoire caudale horizontale. Ces divers caracteres sont tous la conséquence de l'adaptation à la vie pélagique. Une étude plus approfondie montre entre les deux groupes de profondes différences. Ils dérivent certainement d'ancêtres très distincts et leur ressemblance superficielle est un phénomène de parallélisme adaptatif.

La tête est nettement séparée du corps par un cou distinct. Les os du squelette, très différents de ceux des Cétacés, sont lourds et épais, massifs, sans cavités intérieures, les os longs eux-mêmes n'ont pas de canal médullaire. Les vertèbres sont toutes distinctes, sauf exceptionnellement les deuxième et troisième cervicales (*Halitherium*, *Manatus*). Il n'y a pas de sacrum distinct, et les vertèbres caudales font immédiatement suite aux lombaires, dont elles se distinguent par leurs puissants arcs hémaux. Les côtes sont normalement attachées aux vertèbres. 3 ou 5 d'entre elles se rattachent au sternum peu développé.

Le crâne ne présente presque aucune analogie avec celui des Cétacés. Les pariétaux ont leur position normale. Les os nasaux, normalement développés dans les types fossiles, sont, dans les genres vivants, tout à fait rudimentaires et écartés de la ligne médiane. Les narines sont remarquablement grandes, et rejetées très en arrière, au moins jusqu'à l'orbite. Les prémaxillaires, très allongés, sont généralement recourbés vers le bas, ainsi que la partie antérieure des maxillaires, de façon à former un museau tronqué.

Les deux os otiques sont soudés ensemble, et le tympanique, non creusé en bulle comme chez les Cétacés, a la forme d'un demi-anneau. A l'inverse des Cétacés, les Siréniens ont une mâchoire inférieure épaisse, haute, courte, la branche montante est longue et dirigée en avant. La symphyse est très grande, et recouverte par une plaque cornée, qui, avec une plaque semblable à la mâchoire supérieure, fonctionne comme masticatrice. La dentition est extrêmement variable. On doit considérer comme indiquant la dentition primitive un genre éocène de la Jamaïque, *Prorastomus*, qui possède $\frac{3.1.5.3}{3.1.5.3}$. Mais cette dentition est dans les autres genres complètement modifiée, elle peut même disparaître complètement (*Rhytina*). Nous en montrerons les modifications pour chaque type. *Halitherium* montre des traces d'une dentition de lait, mais on n'a jamais observé de remplacement dans les genres vivants.

Malgré leur adaptation identique l'ostéologie des membres antérieurs des Cétacés et des Siréniens est très différente. Les arti-

culations chez les Siréniens sont légèrement mobiles. L'humérus, par exemple, a une articulation trochléaire distincte ; le radius et le cubitus sont soudés à leurs deux extrémités. Le carpe renferme 7 os qui peuvent se souder plus ou moins. Les 5 doigts ont leurs métacarpes allongés et le nombre normal de phalanges. *Manatus* possède même des ongles rudimentaires.

Le bassin est rudimentaire, il se réduit aux deux ischions styloïdes, réunis ensemble par une symphyse.

Chez *Halitherium*, l'os coxal, formé d'une seule pièce, présente une cavité cotyloïde, où s'articule un petit fémur styloïde

De cet ordre des Siréniens, il n'existe plus aujourd'hui que le Dugong (*Halicore*) et le Lamentin (*Manatus*), animaux herbivores, et remontant volontiers dans les fleuves, localisés dans les régions tropicales. Les Siréniens étaient beaucoup plus abondants à l'époque tertiaire et on en trouve des restes nombreux dans les dépots marins ou d'estuaire de l'Europe. Mais ils sont déjà très spécialisés et nous donnent peu de renseignements sur l'origine du groupe. L'Anatomie comparée est un peu plus explicite et permet de rattacher plus spécialement les Siréniens aux Ongulés. De Blainville qui a séparé les Siréniens des Cétacés les plaçait à côté des Proboscidiens. Owen les considère comme des Ongulés aberrants. Flower et Lepsius les rapproche surtout du Tapir.

Prorastomus Owen est le plus primitif du groupe, à cause de a remarquable dentition hétérodonte $\frac{3.1.5.3}{3.1.5.3}$. Il n'est malheureusement connu que par le crâne et l'atlas. Éocène de la Jamaïque.

Manatus Rondelet. Pas d'inflexion de la mâchoire supérieure. $\frac{2}{2}$ incisives, mais elles restent rudimentaires, cachées sous la plaque cornée qui couvre le devant des mâchoires, et disparaissent rapidement ; elles ne sont plus représentées que par les alvéoles. $\frac{11}{11}$ molaires, mais il n'y en a jamais plus de $\frac{6}{6}$ fonctionnant à la fois, les supérieures à 3 racines et 2 crêtes sur la couronne, tandis que les inférieures n'ont que 2 racines, mais ont une troisième crête en arrière des 2 premières. Pliocène de la Caroline du Sud, vivant actuellement sur les côtes tropicales de l'Amérique.

Chez *Halitherium* Kaup (1), le crâne présente un type un peu plus généralisé que chez le Dugong dont il est très voisin : les os nasaux existent encore nettement. Formule dentaire : $\frac{1.1.3.4}{1.1.3.4}$. L'incisive inférieure et les canines sont rudimentaires. Les prémolaires n'ont qu'une racine et sont soumises au remplacement ;

(1) Kaup, Neues Jahrb., 1858. — Delfortie, Act. Soc. Lin. Bordeaux, 1870. — Flot, Bull. Soc. géol Fr., 1886, etc.

elles tombent d'ailleurs facilement et sont en général représentées seulement par les alvéoles. Les molaires sont volumineuses, à trois racines, et leur couronne porte 2 crêtes transversales ou des tubercules, et par l'usure donnent une figure très analogue à celle des Hippopotames. Le genre débute dans l'Éocène supérieur. Mais c'est surtout dans le Miocène qu'on en rencontre des restes abondants (Allemagne, France). Il disparaît ensuite (fig. 555).

Genres voisins : *Felsinotherium* Capell., *Metanytherium* Christol, *Miosiren* Dollo, *Rhytiodus* Lartet.

Halicore Illig. Pas d'os nasaux. Prémaxillaires et maxillaires puissants fortement recourbés vers le bas. 1 grande incisive supérieure scalpriforme chez le mâle ; elle reste rudimentaire chez



Fig. 555. — *Halitherium Schinzi* Kaup. Oligocène. — B, bassin ; *f*, fémur. Les côtes sont figurées beaucoup trop grêles ; elles se touchent presque.

la femelle et est toute la vie cachée dans l'alvéole. Une seconde incisive tombe de bonne heure. $\frac{6}{6}$ molaires, mais $\frac{2}{2}$ seulement fonctionnent. Les Dugongs sont représentés à l'état fossile par *Prohalicore* Flot, très voisin. *H. Dugong*, de l'océan Indien est très voisin de *Felsinotherium* et *Metanytherium*.

Rhytina Illig. n'a plus de dents à l'état adulte ; les mâchoires sont recouvertes de plaques cornées. La seule espèce connue, *R. Stelleri*, atteignait 8 mètres de long et habitait le détroit de Behring. En 1768 elle avait presque entièrement disparu.

6e Groupe. — Primates.

Mammifères dont les membres sont aptes principalement à la préhension, au moins pour le membre antérieur, en même temps qu'à la locomotion. Plantigrades. Pouce en général opposable ; doigts en général au nombre de 5 et pourvus d'ongles. Radius pouvant tourner autour du cubitus. Clavicule présente.

Fosse temporale séparée de l'orbite, soit par un pont superficiel, soit complètement. Dentition complète, brachyodonte et bunodonte. Cerveau plus développé que dans les autres groupes.

Les Primates forment une série progressive dont les premiers termes (Pachylémuriens), sont peu éloignés des Sarcothériens et des Ongulés primitifs. Les Lémuriens et les Simiens montrent une adaptation très caractérisée au régime arboricole. Le terme le plus élevé de la série (Homme) perd au contraire une partie de ces caractères d'adaptation, et devient le seul Mammifère apte à la station debout (si l'on en excepte les animaux sauteurs). L'élévation organique des Primates, et surtout des Simiens et de l'Homme, est indiquée principalement par le perfectionnement de leur encéphale : mais les caractères de squelette indiquent une spécialisation peu marquée, et leur évolution les écarte bien moins du type moyen et primitif que l'adaptation à un régime spécial ne l'a fait pour les Ongulés et les Thalassothériens par exemple.

18e Ordre. — LÉMURIENS (*PROSIMIENS*).

Primates d'organisation relativement primitive. Orbite incomplètement séparée de la fosse temporale ; canal lacrymal ouvert en dehors de l'orbite. Cerveau lisse, Molaires tri- ou tétratuberculaires (1).

L'ensemble de l'organisation met en évidence l'adaptation des Lémuriens à un habitat arboricole : Les membres sont très grêles et très allongés, surtout le membre postérieur, les os sont creux et légers, même le péroné et le cubitus.

Le pouce opposable dans les deux membres à l'ensemble des autres doigts, permet à ces animaux de saisir fortement les branches. La queue, extrêmement développée, joue aussi un rôle dans ce mode de locomotion. Les mouvements d'écartement du membre antérieur devant avoir une certaine amplitude, la clavicule persiste. Les membres antérieurs sont aptes à la préhension sans que le type primitif et général du membre des Mammifères en soit fortement modifié ; ainsi la présence d'un os central libre est nettement un reste d'organisation primitive.

Les Lémuriens actuels étant des animaux essentiellement nocturnes, leurs organes sensoriels sont très developpés : les orbites sont volumineuses, ainsi que les bulles tympaniques : ces caractères se retrouvent aussi chez les fossiles (fig. 557). L'encephale est très développé, et ce fait est frappant surtout quand on compare les formes de l'Éocène aux Mammifères des autres

(1) Filhol, *Ann. sc. géol*, 1885. — Schlosser, die Affen, Lemuren, etc., des europäischen Tertiärs. *Beit. Pal. Œst. Ung.* VI et VII, 1888.

groupes : il l'est moins cependant que chez les Singes qu'il rappelle exactement par sa conformation. Les hémisphères sont seulement plus lisses et recouvrent incomplètement le cervelet. L'appareil circulatoire ne diffère pas non plus sensiblement de celui des Singes et de l'Homme (Filhol).

Les différences essentielles entre les Lémuriens et les Simiens consistent d'abord en ce que les orbites ne sont pas complètement limitées et s'ouvrent dans la fosse temporale : l'os malaire forme seulement un pont qui définit le contour extérieur de l'orbite et passe sur un orifice volumineux. En second lieu, le second doigt de chaque main est muni d'une griffe puissante, les autres étant pourvus d'ongles (1). La face est prolongée en avant comme c'est le cas général des Mammifères, et pourvue de longs poils, au lieu d'être aplatie et grêle comme chez les Singes. Le foramen lacrymal, au lieu de s'ouvrir dans l'orbite, est situé à la surface externe du crâne.

Par certains caractères les Lémuriens se rapprochent des Insectivores. Par exemple, dans les deux groupes, le placenta est discoïde, les membres plantigrades, les clavicules bien développées. Il faut voir là surtout la persistance de caractères primordiaux ou plus exactement l'absence de modifications spéciales pour ces organes, ce qui s'accorde bien avec l'hypothèse d'une origine commune.

Les relations entre les Lémuriens et certains Ongulés ont de bonne heure frappé l'esprit des Zoologistes et des Paléontologistes (Gaudry, Filhol, Cope, etc.). Elles sont fondées sur la structure du carpe, qui a même conduit Cope à considérer les Primates comme descendant des Condylarthres et formant avec eux la série des *Taxéopodes* ; et de plus sur la constitution des molaires, qui lorsqu'elles sont quadrituberculaires, ressemblent

(1) Nous laissons de côté dans tout ce qui suit les deux groupes aberrants des Cheiromydés et des Galéopithecidés, dont les relations avec les Lémuriens ne sont pas démontrées.

Les Cheiromydés sont remarquables par leur dentition très réduite $\frac{1.0.1.3}{1.0.0.3}$ à l'état adulte, rappelant celles des Rongeurs, mais la dentition de lait est celle d'un Insectivore ou d'un Lemurien ; ils forment pour certains auteurs (Ameghino) un ordre spécial (*Daubentonioidea*). On a discuté récemment leurs relations avec les Tillodontes. D'autre part, les Galéopithecidés, remarquables par la membrane cutanée développée entre leurs membres et qui sert de parachute, sont actuellement rapprochés des Insectivores sous le nom de *Dermoptères*, à cause de leur dentition, de leur crâne et de leur cerveau (Huxley).

Les Galéopithèques et les Cheiromys ont des griffes à tous les doigts, ce qui les éloigne des Lémuriens. Ils sont peut-être les survivants d'un type indécis, situé entre les Insectivores et les Primates. Ils sont inconnus à l'état fossile.

beaucoup à celles des Ongulés inférieurs, encore omnivores (*Pachynolophus*, etc.).

L'examen des discussions auxquelles ont donné lieu ces théories nous porte à penser que les Primates, sans descendre des Ongulés, en sont très voisins au début, et que les *Pachylémuriens* de M. Filhol forment un type *parallèle* à celui des Condylarthres, indépendant de lui, et issu de ce type placentaire indifférencié qui a donné aussi naissance aux Créodontes, et dont les Insectivores sont les descendants les moins modifiés.

Le *carpe* et le *tarse* sont malheureusement inconnus dans les formes fossiles, et incomplètement décrits jusqu'ici dans les formes vivantes. D'une étude très complète que vient de faire M. Filhol et qui paraîtra prochainement dans la grande publication de MM. Milne-Edwards et Grandidier sur Madagascar, il résulte, selon les renseignements obligeamment communiqués par l'auteur, que les dimensions et les relations des os varient dans de larges limites dans l'intérieur du même genre *Lemur*.

Le carpe possède toujours un central, et par suite ressemble beaucoup à celui de certains Condylarthres (*Méniscothériidés*), tandis qu'il s'éloigne au contraire du type ongulé proprement dit (*Phenacodus*, etc.). Dans certains types les 4 os de la 2e rangée du carpe s'articulent chacun avec un doigt, sauf le trapèze qui s'articule avec I et II. Dans ce cas le pouce est peu opposable, et la main est peu éloignée de celle des Condylarthres. Dans d'autres formes on voit au contraire le Ier doigt s'individualiser et s'articuler seul au trapèze ; alors c'est l'unciforme qui s'articule avec 2 doigts (IV et V) ; enfin dans des types intermédiaires, le pyramidal a des relations avec 3 doigts (II, III, IV). Ces variations sont liées aussi à la prépondérance que prennent les doigts III, IV ou les deux ensemble.

Le tarse n'est pas moins intéressant. Dans le cas le plus simple, il ressemble beaucoup à celui de *Phenacodus ;* mais il se modifie dans les formes mieux adaptées à grimper, en particulier l'astragale croise davantage le calcaneum.

1er SOUS-ORDRE. — PACHYLÉMURIENS.

Les Lémuriens des premières couches de l'Éocène sont très difficiles à distinguer des Insectivores, surtout quand on ne possède que des mâchoires. Ce sont en effet des formes très généralisées à dentition voisine de la formule complète, pourvues d'incisives normalement développées, et de molaires à denticules aiguës. On en fait provisoirement la famille des HYOPSODIDÉS.

Pelycodus Cope du Wasatch $(\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3})$ où le pouce du pied n'est pas opposable, et *Microchœrus* Ow. du Hampshire $(\frac{2.1.3.3}{1.1.3.3})$ sont deux de ces formes douteuses. Les deux genres décrits par Lemoine, *Protadapis* Lem., de Cernay, et *Plesiadapis* Lem., de Cernay et d'Ay, sont bien considérés comme de vrais Lémuriens, mais les auteurs interprètent très différemment leurs formules $(\frac{?}{2.1.3\text{-}4.3}$ chez *Protadapis*, $\frac{2.1.2.3}{1.0.2.3}$ chez *Plesiadapis* d'après Lydekker). *Hyopsodus* Leidy $(\frac{2.1.4.3}{2.1.4.3})$ est représenté par de nombreuses espèces dans les couches de Puerco, de Wasatch et de Bridger.

Avec les Adapidés de l'Éocène supérieur nous arrivons à des

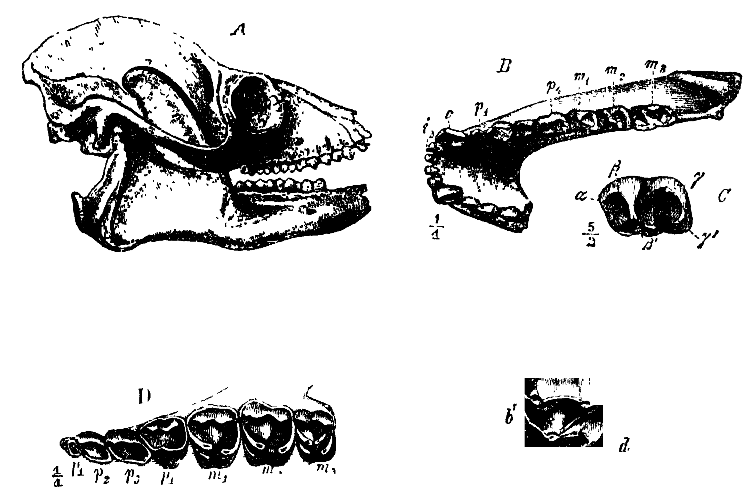


Fig. 556. — *Adapis parisiensis* Cuv. Phosphorites du Quercy. — A, crâne de profil; B, mâchoire inférieure; C, molaire (M_1) grossie. D, E, *Adapis magnus* Filh. Phosphorites; D, mâchoire supérieure; E, molaire supérieure (M_1) × 2 (Filhol).

formes mieux définies en même temps que mieux connues. Au genre *Adapis* Cuv. représenté à Montmartre, à la Débruge, dans les Phosphorites du Quercy, se rattachent 6 genres analogues ou identiques de l'Europe et de l'Amérique. C'est, à deux points de vue, le plus ancien Lémurien fossile connu. *A. parisiensis* Cuv. (fig. 556) fut découvert par Cuvier, mais rapporté par lui aux Pachydermes; c'est M. Gaudry qui l'a identifié avec un crâne de *Palæolemur* décrit comme Lémurien par M. Delfortrie en 1873. D'autre part, le premier fossile déterminé comme Lémurien, en 1862, par Rütimeyer, représenté par 3 dents seulement et dénommé *Cœnopithecus lemuroides* Rüt., est considéré maintenant aussi comme un *Adapis* par Schlosser. *Adapis* $(\frac{2.1.4.3}{2.1.4.3})$ est bien nettement un Lémurien par toute la conformation de son crâne, qui

essemble à celui des *Propithecus*, mais il diffère des formes actuelles par une crête sagittale plus marquée, et par une tendance de l'angle de la mâchoire inférieure à se contourner en dedans, comme chez les Marsupiaux. De plus, la présence de 4 prémolaires, caractéristique des Mammifères inférieurs, est aussi un fait important.

A. magnus Filh., forme de plus grande taille, est remarquable par la grande réduction de la première prémolaire.

2e SOUS-ORDRE. — LÉMURIENS *PROPREMENT DITS.*

Necrolemur Filh. des phosphorites $\left(\frac{2.1.3.\ \ 3}{1.1.3(4).3}\right)$ montre que la réduction des dents était déjà en pleine exécution dans ces mêmes couches. Cette forme de petite taille avait les orbites énormes, indiquant des habitudes nocturnes. Il est comparé par Filhol

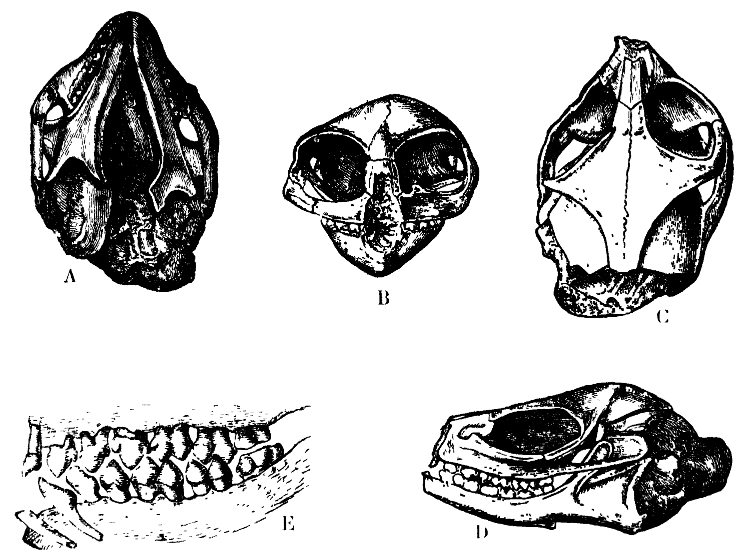


Fig. 557. — *Necrolemur Edwarsii* Filh. Phosphorites du Quercy. — A, face inférieure; B, face antérieure : C, face supérieure ; D, profil ; E, mâchoires grossies (FILHOL).

aux Galagos, et par Schlosser aux Tarsiidés, dont il a la formule dentaire (fig. 557).

Anaptomorphus Cope du Wasatch et du Bridger (fig. 558) est aussi comparable à *Tarsius* par la grandeur de ses orbites et de ses bulles tympaniques. Sa dentition $\left(\frac{2.1.2.3}{2.1.2.3}\right)$ est celle des Indris (*Propithecus*). Mais, quoique l'ensemble des caractères comme

l'ouverture du trou lacrymal en dehors de l'orbite, déterminent nettement ce type comme un Lémurien, voisin de *Tarsius*, certaines particularités annoncent déjà l'évolution qui s'accentue chez les Simiens : ainsi l'encéphale est proportionnellement très développé et la face est raccourcie ; les orbites, encore incomplètes, le sont beaucoup moins que chez les autres Lémuriens ; enfin toutes les prémolaires ont un lobe interne bien développé, ce qui chez les Lémuriens ne se voit qu'à la dernière prémolaire. Il est naturel de penser par suite qu'*Anaptomorphus* est plus voisin que tout autre type de la souche d'une partie au moins des Simiens.

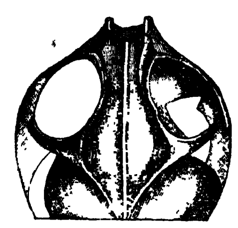


Fig. 558. — *Anaptomorphus homunculus* Cope. Wasatch. Crâne, face supérieure (COPE).

Les Lémuriens paraissent avoir complètement disparu de l'Europe et de l'Amérique à partir de l'oligocène. Ils sont actuellement abondants surtout à Madagascar, mais ils s'étendent depuis le Sénégal jusqu'aux îles de la Sonde et à l'Inde. Dans ces régions les fossiles sont inconnus.

On répartit les Lémuriens typiques dans 2 familles, les TARSIDÉS et les LÉMURIDÉS.

19e Ordre. — SIMIENS.

Primates à orbites complètement séparées de la fosse temporale ; foramen lacrymal s'ouvrant dans l'orbite. Tous les doigts sont pourvus d'ongles. Face non prolongée en avant. Incisives bien développées, non écartées sur la ligne médiane.

Les caractères qui précèdent séparent nettement les Simiens des Lémuriens ; d'autres encore, non visibles sur le squelette, marquent le perfectionnement de cet ordre par rapport au précédent : ainsi les hémisphères sont plus développés et recouvrent presque complètement ou complètement le cervelet ; le placenta est discoïde et caduc. Il n'y a pas de mamelles abdominales. La face n'est pas couverte de poils.

1er SOUS-ORDRE. — ARCTOPITHÈQUES.

Pouce de la main non opposable. Des griffes, sauf au pouce du pied. Dentition $\frac{2.1.3\ 2}{2.1.3\ 2}$.

Les HAPALIDÉS, les plus inférieurs de tous les Singes et les plus voisins des Lémuriens, ne se rencontrent à l'état fossile que dans les cavernes du Brésil (*Hapale* Ill.). Ils vivent actuellement dans l'Amérique méridionale.

Si *Laopithecus* Marsh du Miocène inférieur de l'Amérique du Nord, que sa dentition rapproche cependant davantage des Lémuriens, est véritablement un Singe, ce serait le plus ancien de tous les Simiens connus.

2e SOUS ORDRE. — PLATYRHINIENS.

Singes américains, pourvus d'ongles. Pouce de la main souvent rudimentaire ou, dans le cas contraire, peu opposable. Dentition $\frac{2\,1\,3\,3}{2\,1\,3\,3}$. *Narines écartées.*

Les CÉBIDÉS sont représentés dans les cavernes du Brésil par les genre actuels *Callithrix* Lund., *Cebus* v. Humb., *Mycetes* Ill.

3e SOUS-ORDRE. — CATARHINIENS.

Singes de l'ancien continent, pourvus d'ongles. Pouce bien développé (sauf chez Colobus). *Dentition* $\frac{2\,1\,2\,3}{2\,1\,2\,3}$. *Narines rapprochées.*

1re FAMILLE. — CERCOPITHECIDÉS.

Cette famille avait, aux époques pliocène et quaternaire, une extension plus grande qu'actuellement : ainsi *Cynocephalus* Briss., localisé aujourd'hui en Afrique, est trouvé dans le Pliocène et le Quaternaire de l'Inde et dans le Quaternaire d'Algérie. *Semnopithecus* Ow. et *Macacus* Desm., genres asiatiques, se trouvent dans le Pliocène et le Quaternaire de l'Inde, mais de plus le premier existe dans le Pliocène de Montpellier.

Ici se placent deux genres éteints intéressants : *Mesopithecus* Wagn. du Miocène supérieur de Pikermi, dont le squelette est complètement connu ; sa tête est semblable à celle des Semnopithèques, mais ses membres, courts et robustes, aptes à marcher plutôt qu'à grimper, sont ceux du Macaque. *Dolichopithecus* Depéret, du Pliocène de Montpellier, était d'une taille plus grande et sa face était plus proéminente.

Enfin *Oreopithecus* Gerv. fait la transition des Semnopithèques aux Anthropomorphes. Il ressemble aux premiers par la longueur de sa série dentaire et l'allongement des dernières molaires, la face courte et le menton arrondi le rapprochent au contraire des Singes élevés.

Enfin l'avant-dernière prémolaire est plus grande que la dernière. Les canines sont deux fois plus hautes que les autres dents.

2e FAMILLE. — SIMIIDÉS.

Les Simiidés ou Anthropomorphes renferment les Singes les plus élevés et les plus voisins de l'Homme. Ils diffèrent des Cercopithécidés par l'absence de queue, la réduction du nombre des vertèbres dorso-lombaires de 19 à 18, 17 ou 16. Les molaires

ont une section moins allongée, des angles plus arrondis, et la dernière molaire n'a pas de talon.

Hylobates Ill., le Gibbon, représenté dans le Quaternaire de Bornéo, est précédé dans le Miocène de Sansan par *Pliopithecus* Lart., qui en diffère très peu.

Dryopithecus Lart., du Miocène de St.-Gaudens est jusqu'ici le plus inférieur des Singes anthropomorphes (1). Il avait la taille d'un Chimpanzé. Il ressemble au Gorille par le fait que les deux lignes formées par l'ensemble des molaires inférieures des deux côtés divergent antérieurement, mais la longueur de la symphyse du maxillaire inférieur est un caractère d'infériorité qui rappelle les Cercopithécidés.

Le Pliocène de l'Inde, bien plus riche en Singes que la même région à l'époque actuelle, a fourni un *Simia* voisin des Gorilles actuels de Bornéo.

Anthropopithecus. — Le Chimpanzé est représenté dans le Pliocène de l'Inde par une espèce décrite d'abord sous le nom de *Palæopithecus sivalensis* qui semble être plus voisine de l'Homme qu'aucun des Anthropomorphes actuels : les deux lignes formées par les molaires inférieures convergent légèrement de chaque côté ; la seconde prémolaire est plus courte, les incisives externes et les canines plus réduites que dans l'espèce vivante de Chimpanzés, localisée dans l'Afrique équatoriale.

4e SOUS-ORDRE. — HOMINIENS.

Caractères généraux. — Si pour déterminer la place de l'Homme dans la nature, on applique les règles qui servent pour la délimitation des groupes naturels, et qu'on fasse abstraction des caractères psychologiques, on arrive facilement à se convaincre que les différences entre l'Homme et les Singes supérieurs sont de même ordre que celles qui séparent ceux-ci des formes moins élevées; aussi les Hominiens sont-ils, en général, considérés comme formant un sous-ordre ou une famille des Simiens, en prenant ce terme, comme nous le faisons, au sens large.

L'Homme diffère des Singes principalement par le volume relativement plus grand de l'encéphale et surtout des hémisphères cérébraux; par l'adaptation plus complète à la station debout, déterminée par les courbures de la colonne vertébrale, et la réduction des membres antérieurs qui ne posent pas normalement sur le sol. Le pouce du membre inférieur n'est pas opposable; les deux pouces sont plus développés. Les canines sont moins proéminentes, la face moins prolongée en avant et les arcades sourcilières moins saillantes. Les différences entre l'Homme et les Singes anthro-

(1) Gaudry. *Mém. Soc. Géol. Fr. Paléontologie.* I. 1890.

(2) Le grand ouvrage de Quatrefages et Hamy, *Crania ethnica* (1882) est capital pour l'étude de l'homme fossile. — Hamy, *Pal humaine*, 1870. — De Mortillet, le Préhistorique, 1833. — Nombreux articles de divers auteurs dans *Bull. Soc. d'Anthrop.*, *Revue d'Anthrop.* et *Anthropologie.* — Fraipont et Lohest, *Recherches sur les ossements humains découverts à Spy*, etc. *Archives de Biologie*, VII, 1887, etc.

poïdes sont moins marquées dans le très jeune âge et s'exagèrent chez l'adulte.

Il est impossible actuellement de considérer dans ce sous-ordre plus d'un genre et plus d'une espèce, *Homo sapiens* L., qui comprend aussi toutes les formes fossiles connues. Les variations constatées indiquent de simples races.

L'Homme tertiaire en Europe. — Comme le dit très justement M. Cartaillac, les esprits sont absolument préparés pour admettre l'existence de l'homme à une époque plus ou moins reculée de l'ère tertiaire; cette existence est presque évidente *a priori* lorsque l'on considère que, dans l'Europe occidentale seulement, 7 ou 8 races au moins étaient déjà différenciées à l'époque quaternaire. Mais les preuves apportées jusqu'ici sont loin d'être à l'abri de toute objection, et aucune n'est admise sans contestation. Néanmoins, les découvertes dont il s'agit et les discussions auxquelles elles ont donné lieu ont eu un trop grand retentissement pour que nous puissions négliger de signaler les plus importantes d'entre elles.

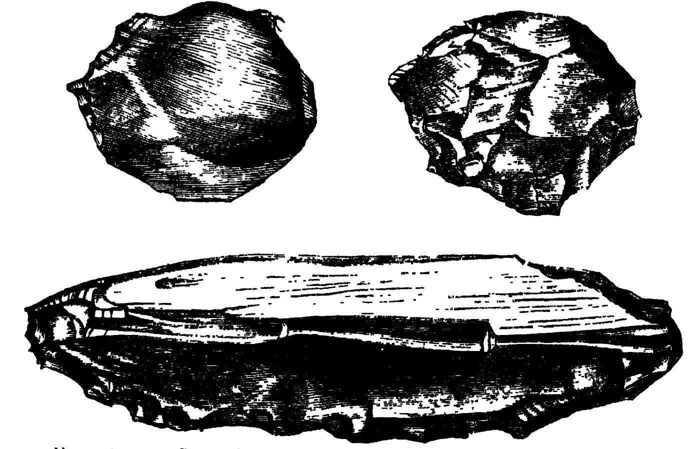


Fig. 559. — Grattoir et couteau de Thenay (abbé Bourgeois).

Les débris les plus anciens qui tendent à prouver l'existence de l'Homme à l'époque tertiaire ont été trouvés par l'abbé Bourgeois à Thenay, près Pontlevoy (Loir-et-Cher) et proviennent du calcaire de Beauce. Ce sont des instruments en silex, couteaux, grattoirs, perçoirs présentant de fines retouches (fig. 559). Si ces objets avaient été trouvés dans les dépôts quaternaires et non dans des couches aussi reculées que l'Aquitanien, les Anthropologistes n'auraient pas hésité à attribuer certains d'entre eux, tout au moins, à l'industrie humaine.

Au Puy Courny, près d'Aurillac, dans le Miocène supérieur, M. Rames a découvert des objets de silex, que la plupart des auteurs considèrent aussi comme ayant été taillés intentionnellement. De plus, l'uniformité dans la nature lithologique de ces silex écarte l'hypothèse d'un entraînement mécanique par les eaux, et M. de Quatrefages croit démontré qu'ils ont été rassemblés par un triage raisonné.

M. Capellini a trouvé, dans le Pliocène de Monte-Aperto, des ossements de *Balænotus* présentant des incisions courbes de peu d'étendue, dirigées obliquement par rapport à la surface de l'os et présentant une lèvre lisse et l'autre rugueuse; on ne conçoit pas comment les dents d'animaux, soit marins, soit terrestres, auraient pu produire de semblables entailles, et divers caractères semblent démontrer qu'elles sont semblables à celles qu'on peut réaliser avec un silex tranchant.

L'une des découvertes les plus importantes a été celle de quatre squelettes humains dans un calcaire nettement pliocène à Castelnedolo, près de Brescia (Ragazzoni et Sergi). Ces restes se rapportent, d'après M. de Quatrefages, au type de Canstadt un peu adouci. Il semble démontré aujourd'hui que ces restes ne sont pas contemporains des couches où ils se rencontrent et y ont été inhumés (Issel, 1890).

Nous laissons de côté les autres découvertes plus problématiques encore du Val d'Arno, de San Giovanni, près de Sienne, de Pouancé (Maine-et-Loire), d'Otta près Lisbonne, etc. Il ne nous reste plus à signaler que les silex de Saint-Prest, près de Chartres (M. Desnoyers, 1863) qui portent des traces évidentes de taille intentionnelle. Ces silex proviennent de graviers à *Elephas meridionalis*. En admettant même qu'ils soient contemporains de cet âge et n'aient pas été remaniés, ils ne prouvent nullement l'existence de l'Homme tertiaire, car ces dépôts sont rapportés par beaucoup d'auteurs au Quaternaire inférieur.

L'Homme fossile dans la République Argentine. — Les restes de l'Homme lui-même ou de son industrie abondent dans la République Argentine, et les musées de Buenos-Ayres et de la Plata en contiennent des milliers d'échantillons. Pour Ameghino, qui les a décrits sommairement, une partie de ces restes appartiendraient à l'époque tertiaire. Burmeister conteste vivement cette détermination et attribue le tout au Quaternaire. Il est clair que pour se prononcer, il convient d'attendre une étude plus approfondie. Nous indiquons, à cause de leur grand intérêt, et sous toutes réserves des objections d'ordre stratigraphique, les résultats d'Ameghino, d'après le résumé qu'en a donné M. Trouessart dans l'*Annuaire géologique* (1889).

Les vestiges les plus anciens de l'Homme, ou tout au moins d'un de ses ancêtres plus intelligents que les Singes, seraient représentés dans la République Argentine, d'après Ameghino, par des éclats de quartz, dont l'un est enfoncé dans un squelette de *Macrauchenia;* ces débris se rencontrent dans la formation *Araucanienne*, considérée par l'auteur comme équivalente au Miocène d'Europe.

Dans le Pliocène inférieur (*Ensenadien*) existent des vestiges plus probants : ce sont d'abord des canines et des incisives de lait, puis des objets portant la trace de l'action humaine : des os longs ont été fendus, taillés en pointe, polis, rayés ou brûlés ; une dent de *Smilodon* a été nettement travaillée. Enfin on a trouvé à Buenos-Ayres, avec tous ces ossements, des fragments de poterie. Les restes de *Smilodon* et de *Scelidotherium* fixeraient l'âge de ces débris au Pliocène inférieur.

Le Pliocène moyen (*Belgranien*) ne montre que de faibles traces de l'action de l'Homme, sans doute par suite de l'extension considérable de la mer. Néanmoins, à Lujan, on connaît des os fendus, des fragments de terre cuite, etc.

Du Pliocène supérieur (*Bonairien*) date un squelette presque complet, non décrit, de nombreux ossements humains, du charbon, des fragments de terre cuite, des instruments de pierre, etc., etc. L'un des fossiles les plus intéressants est un squelette entier, accompagné d'un instrument en corne de Cerf, trouvé sous une carapace de *Glyptodon*.

C'est dans le *Pampéen lacustre* (Pliocène le plus élevé) qu'abondent les preuves de l'existence de l'Homme. Des carapaces de *Glyptodon* ont été empilées et sont mélangées avec des os taillés, des os brûlés et des fragments de terre cuite ; on trouve aussi de nombreux os longs ou des crânes ouverts, des os rayés, des instruments de pierre très grossiers, etc.

Lund a trouvé, de son côté, des ossements humains abondants dans les cavernes du Brésil, associés à des restes de *Glyptodon*, de *Machærodus*, de *Scelidotherium*, etc. La plupart des auteurs regardent ces débris comme appartenant au Quaternaire et comme pouvant même dater de l'âge du Renne. L'Homme pliocène, toujours d'après Ameghino, quoique extrêmement barbare, connaissait le feu et paraît avoir fait rôtir dans leur peau ou leur carapace les gros animaux (*Glyptodon*, *Megatherium*), etc., dont il réussissait à s'em-

parer. Il s'abritait volontiers sous les carapaces de Glyptodon comme le prouvent les débris de toute sorte et même les squelettes humains qu'on y rencontre.

Le *Quaternaire inférieur et moyen* est pauvre en vestiges de l'Homme; ces vestiges sont, pour la plupart, des outils en os ou en pierre du type chelléen ou moustiérien.

Dans le *Quaternaire supérieur*, au contraire, les armes de pierre, du type moustierien, abondent et sont accompagnées d'os taillés, de billes et de mortiers, de vases réguliers, d'os fendus, etc. Ces débris, mêlés parfois à d'autres de type plus ancien, se trouvent dans des couches dépourvues des grands Édentés et caractérisées par la présence d'*Equus rectidens*. Plus haut enfin viennent les dépôts recents, où l'industrie de la poterie se perfectionne et qui appartiennent à la période historique.

Caractères des races humaines à l'époque quaternaire en Europe. — Nous avons à décrire maintenant les caractères de l'Homme quaternaire, d'abord au point de vue zoologique, puis au point de vue ethnologique: nous examinerons donc successivement les races qui se sont succédé ou qui ont coexisté dans l'Europe occidentale, puis les produits de l'industrie de ces races. Nous laissons de côté tout ce qui concerne la période dite *néolithique*, postérieure au Quaternaire et ne rentrant pas, par suite, dans le cadre d'un ouvrage de Paléontologie.

1re Race — Race de Canstadt. — En 1700, on découvrit à Canstadt, près de Stuttgart, des fragments de crâne, réduits au frontal presque entier et à la moitié antérieure du pariétal droit. C'est le débris d'Homme fossile le plus anciennement connu, et pourtant il n'a été decrit et figuré avec précision qu'en 1870 par MM. de Quatrefages et Hamy, qui en firent le type de la race d'homme la plus ancienne dont on ait des débris authentiques. A ce type se rapportent encore, de l'avis des auteurs précédents, confirmé par MM. Fraipont et Lohest, d'autres débris presque aussi célèbres, dont plusieurs ont soulevé de vives polemiques. Tel est d'abord le fameux squelette de Neanderthal, près Elberfeld étudié par Schaffhausen (1858) (fig. 560), les crânes très incomplets d'Egu sheim (Faudel, 1867), les crânes de Brux en Bohême (Hamy, Fix, 1872), ceux des alluvions inférieures de Grenelle, ceux de la Denise, près le Puy, découverts en 1844, étudiés par Sauvage en 1892, et qui furent rayés longtemps de la liste des fossiles authentiques, parce qu'un industriel du Puy avait profité de leur decouverte pour produire de faux crânes fossiles, l'authenticité des premières pièces n'est plus mise en doute aujourd'hui.

Toutes les pièces énumerées sont considérées comme appartenant à des mâles, mais on connait aussi des ossements qu'on peut attribuer au sexe féminin, tels sont les crânes de Stængenæss (Norwège), de l'Olmo, près Arezzo de Clichy. Des mâchoires isolées sont aussi rapportées à cette race, telles sont les mâchoires de Larzac, de la Naulette, d'Arcy-sur-Cure (Yonne). Enfin, les squelettes les plus importants, au nombre de deux, l'un masculin, l'autre féminin, proviennent de Spy, près Namur (1886). Ils ont permis à MM. Fraipont et Lohest de fixer encore bien des points douteux dans cette histoire si obscure et de confirmer d'une manière remarquable les vues de MM. de Quatrefages et Hamy. En dernier lieu, d'autres fragments importants ont été trouvés à Lahr et à Gourdan.

Les Hommes de la race de Canstadt étaient petits; leur taille était à peu près celle d'un Lapon. La tête était volumineuse, le tronc massif, les membres antérieurs courts, trapus robustes, les jambes ployées en avant au niveau de l'articulation du genou, les mains et les pieds sont grands et épais. Le crâne est remarquable par sa *dolichocéphalie* (1) et sa *platycéphalie*

(1) On appelle indice céphalique le rapport du diamètre transversal maximum du crâne × 100 au diamètre longitudinal maximum. On dit qu'un crâne est *dolichocéphale* quand l'indice céphalique est inférieur à 75, *sous-dolicho-*

très prononcées; en d'autres termes, il est allongé en arrière et aplati de bas en haut, déprimé, étroit. Le front est bas et fuyant. L'arcade zygomatique est très puissante, les orbites énormes, presque circulaires. La mâchoire inférieure est robuste, dépourvue d'éminence mentonnière, prognathe.

La comparaison du squelette de la race de Canstadt avec celui des Singes anthropoïdes d'une part, et celui des races humaines actuelles de l'autre, met en évidence ce fait d'un intérêt capital, que divers caractères normaux chez les Anthropoïdes, rares au contraire chez l'Homme, y sont réunis et développés à un degré qu'on ne retrouve *jamais* chez l'Homme actuel. C'est en première ligne le développement énorme des arcades sourcilières, plus prononcé même que chez divers Anthropoïdes femelles, la forme fuyante et basse du crâne. Pour la mâchoire inférieure, la réduction extrême de l'éminence du menton, la proclivité de la face antérieure du maxillaire, le relèvement de la ligne alvéolaire au niveau des canines et des incisives, accompagné de prognathisme alvéolaire, l'épaisseur considérable de l'os; tous ces caractères simiens ne sont réalisés à ce degré dans aucune race humaine actuelle. Les corps du cubitus et du radius sont courbes; le fémur l'est même deux fois, au niveau de l'épiphyse supérieure et de la diaphyse. L'étude des articulations montre que l'Homme de Spy avait à un certain degré la station caractéristique des grands Singes: il avait la tête et le tronc légèrement penchés en avant et les genoux pliés.

Mais, à part les particularités qui précèdent, les autres caractères, en nombre bien plus considérable, sont des caractères humains: « Entre l'Homme de Spy et un Singe anthropoïde actuel, il y a encore un abîme » Fraipont et Lohest).

Les divers types connus de la race de Canstadt sont loin d'être identiques. On peut, jusqu'à un certain point, les ranger en une série dont l'Homme de Neanderthal est le type le plus inférieur. Ce crâne célèbre présente des caractères exceptionnels; les arcades sourcilières y sont énormes et séparées par une vaste dépression du front bas et fuyant, plus prolongé en arrière que le crâne de Canstadt. Les opinions émises sur son compte sont curieuses. Pruner-Bey a pensé que c'était le crâne d'un idiot: R. Wagner a supposé qu'il pouvait provenir d'un Hollandais moderne et V. Mayer, d'un Cosaque; King en a fait une espèce spéciale; Schaffhausen, de Quatrefages et Hamy, un type de la race de Canstadt où les caractères spéciaux s'étaient exagérés exceptionnellement. C'est l'opinion qui prévaut aujourd'hui, mais, de plus, dans une magistrale étude, Virchow a montré que ces particularités étaient dues à des causes pathologiques. L'Homme de Neanderthal avait reçu au bord orbitaire droit une blessure, et à l'écaille du temporal une autre qui avait amené une carie. Une maladie de la dure-mère avait déterminé la production de couches internes osseuses. Enfin ce malheureux était rachitique, à moins que, comme l'a supposé Schaffhausen, il ne fût affligé de violents rhumatismes. Malgré tout, l'antiquité de l'Homme de Neanderthal n'est guère niable; l'un des deux Hommes de Spy, où personne n'a pu trouver de traces de maladie, avait les mêmes caractères essentiels; il reliait l'Homme de Neanderthal à celui de Canstadt, tandis que le second Homme de Spy reliait ce dernier à ceux de Brux, d'Eguisheim et de Denise.

Ce type si remarquable de l'Homme de Canstadt et de Neanderthal est-il absolument confiné à une époque géologique relativement ancienne? Il ne semble pas qu'il en soit ainsi, du moins pour ce qui concerne le crâne, car le type crânien d'une des races inférieures de l'Australie et de l'Inde centrale sont assez voisins du type de Canstadt. Ce même type reparaît de plus sporadiquement en Europe à *titre individuel* dans une foule de cas à l'époque historique et même de nos jours: ce sont là visiblement des faits d'atavisme qui font reparaître le type initial dans les cas où on l'attend le moins (comparer les expériences de Darwin sur les Pigeons).

céphale entre 75,01 et 77,77, *mésaticéphale* entre 77 et 80, *sous-brachycéphale* de 80,01 à 83,33 et *brachycéphale* au-dessus de 83,34.

La découverte d'une foule de débris dans le gisement de Spy a permis de déterminer d'une manière moins hypothétique qu'on ne l'avait fait jusque-là, les mœurs de l'homme primitif et son âge géologique. Il était contemporain d'*Elephas primigenius*, de *Rhinoceros tichorinus*, de *Hyæna spelæa*, d'*Ursus spelæus*, de *Bos primigenius*, d'*Equus caballus*, ce qui fixe son âge

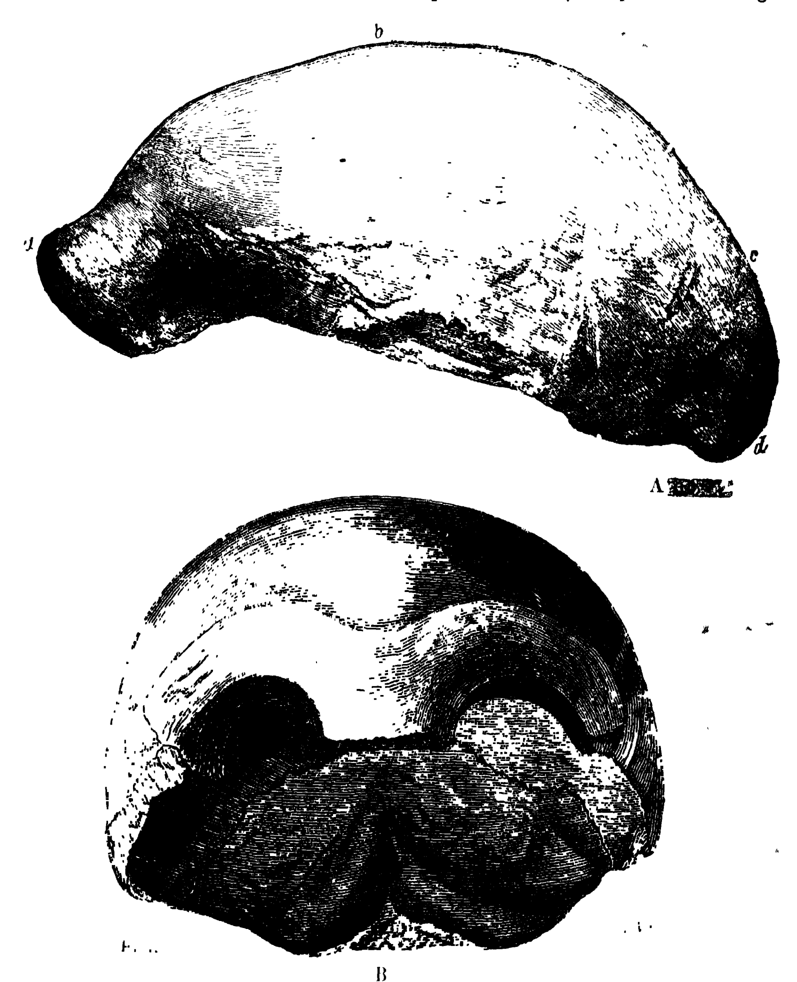


Fig. 560. — Crâne de Neanderthal. — A, de profil; B, de face (× 1/2) (de Quatrefages et Hamy).

au Quaternaire supérieur. Il taillait grossièrement les silex, suivant le mode *moustiérien* (et non chelléen). Il connaissait le feu, comme le prouvent des débris de charbon de bois dans les grottes de Spy : il faisait peut-être cuire sa nourriture, qui se composait de la viande des animaux précités, et surtout du cheval; il fendait les os longs pour en extraire la moelle, mais mangeait aussi des racines. Il vivait probablement en très petits groupes, et souvent dans des cavernes.

2e Race. — Race de Cro-Magnon. — La race de Cro-Magnon (fig. 561) était aussi fortement dolichocéphale, mais sous tous les autres rapports elle s'écarte beaucoup de la race de Canstadt; les arcades sourcilières sont bien moins saillantes; les orbites, encore très larges, ont un diamètre vertical bien plus faible. Les bosses frontales sont très haut au-dessus du plan sourcilier; l'os frontal, très long et très large, s'étend loin en arrière, les pariétaux sont aussi très allongés. Les branches horizontales de la mâchoire inférieure, au lieu de tendre au parallélisme, divergent en formant un angle de 60°. Le menton est saillant et le bord inférieur du maxillaire n'est pas taillé en biseau d'avant en arrière. Le nez est mince, étroit, long. On voit que dans cette race les caractères simiesques si prononcés dans la race précédente s'atténuent fortement; l'Homme de Cro-Magnon avait, du reste, une capacité cérébrale considérable (1590 c.c.); les lobes frontaux du cerveau se développaient



Fig. 561. — Crâne du vieillard de Cro-Magnon (DE QUATREFAGES et HAMY).

beaucoup, ce qui laisse à supposer qu'il pouvait être intelligent, au moins « à l'état latent »; la région occipitale, au contraire, se fait remarquer par l'existence d'un *méplat* semi-circulaire prononcé; la taille était élevée (1m,85 chez l'Homme, 1m,66 chez la femme, pour les squelettes de Grenelle).

Le type le plus célèbre de cette race, connu sous le nom de vieillard de Cro-Magnon n° 1, est fourni par un crâne (fig. 561) remarquable par la force de ses saillies musculaires qui lui donnent un caractère de « sauvage énergie ». Les types féminins de Cro-Magnon, de Lafaye, de Grenelle, etc., montrent l'adoucissement des saillies de la face et l'atténuation de tous les caractères. L'un des crânes de Lafaye dénotait une beauté remarquable. Au type de Cro-Magnon se rattache un assez grand nombre de débris, dont quelques-uns sont bien conservés. Les plus connus sont ceux de Laugerie, de la Madeleine (vallée de la Vezère), de Bruniquel, de Menton, sept au moins des crânes de Solutré, ceux des alluvions supérieures de Grenelle, ceux d'Engis et d'Engihoul, en Belgique. Ils se disposent assez facilement en série

et peut-être peut-on trouver des intermédiaires entre eux et le type de Canstadt. Cette race se superpose à la première dans le Quaternaire supérieur; elle apparaît pendant la durée de l'époque du Mammouth et du *Rhinoceros tichorinus;* elle persiste pendant l'âge du Renne et a dû, par suite, connaître les silex taillés et la pierre polie. D'ailleurs, on peut lui rattacher à l'époque actuelle l'un des types du pays basque, des squelettes provenant des sépultures préhistoriques d'Algérie, et enfin les Guauchos des Canaries.

Races brachycéphales et mésaticéphales. — Pendant le Quaternaire supérieur, des races très différentes pénètrent en Europe et coexistent



Fig. 562. — Crâne brachycéphale de Furfooz. Crâne n° 2 (DE QUATREFAGES et HAMY).

avec la race de Cro-Magnon, avec laquelle elles fusionnent plus ou moins complètement. Ces races sont, au *point de vue craniologique*, les plus éloignées des types simiesques, car elles sont mésaticéphales ou brachycéphales. Rien ne prouve d'ailleurs qu'elles aient été plus intelligentes. On distingue, pour la France et la Belgique, quatre de ces races : deux races de Furfooz, l'une mésaticéphale, l'autre sous-brachycéphale

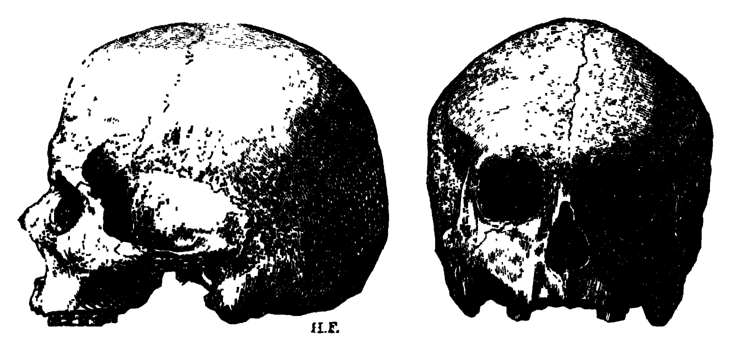


Fig. 563. — Crâne brachycéphale de la Truchère (1/4) (DE QUATREFAGES et HAMY).

(fig. 562), puis la race de Grenelle et celle de la Truchère, brachycéphale (fig. 563). Il est curieux de constater qu'à Solutré l'on ait trouvé la race de Grenelle associée à celle de Solutré. Ces races brachycéphales ont persisté de nos jours, et, fait curieux, la race de Furfooz se retrouve dans la même vallée de la Lesse, en Belgique, où elle florissait pendant l'âge du Renne. La question de la descendance respective de ces diverses races est encore beaucoup trop peu avancée pour que nous puissions tenter de l'aborder ici.

Age des races quaternaires (1). — On peut considérer dans l'ère quaternaire trois époques déterminées par leur faune, dont les limites coïncident avec des périodes de grandes extensions glaciaires en Europe. Le Quaternaire inférieur, qui comprend le Forest-bed d'Angleterre, les graviers de Saint-Prest dans le bassin de Paris, est caractérisé par *Elephas meridionalis*, *Rhinoceros leptorhinus*, *Machærodus*, etc. Il est relié intimement au Pliocène supérieur où on le maintient fréquemment. Le Quaternaire moyen renferme *E. antiquus*, associé à *E. primigenius*, *Rh. Merckii* et *Rh. tichorinus*, etc. A cette période se rapportent les silex de Chelles et de Saint-Acheul.



Fig 564. — Hache en silex de Saint-Acheul (Somme).

Le Quaternaire supérieur, où *E. antiquus* a disparu, se divise lui-même en deux périodes : l'époque du Mammouth (*E. primigenius*, *R. tichorinus*), et l'époque du Renne (*Cervus tarandus*). Une étude approfondie a permis de déterminer, contre l'avis de M. de Mortillet et d'autres éminents archéologues, que tous les ossements fossiles dataient du Quaternaire supérieur qui, au point de vue de l'industrie humaine, comprend les époques moustérienne, solutréenne et magdaléenne de M. de Mortillet. Nous ne connaissons donc aucuns débris de l'Homme qui taillait le silex de Saint Acheul et de Chelles. La race de Canstadt est jusqu'ici la plus ancienne connue en Europe. Il est difficile de savoir exactement à quelle époque stratigraphiquement déterminée la race de Cro-Magnon et les races de brachycéphales sont venues se superposer à la première.

Industrie de l'Homme quaternaire. — M. de Mortillet a établi, pour les produits de l'industrie de l'Homme, une classification qui a été longtemps classique et dont les termes sont trop fréquemment employés pour que nous puissions la passer sous silence.

Les objets les plus anciens de l'époque Quaternaire proviennent des graviers de Chelles (Seine-et-Marne) et de Saint-Acheul (Somme), d'où les noms de *Chelléen* et d'*Acheuléen* donnés au type qu'ils réalisent (fig. 564). Ce sont des silex ou parfois des calcaires ou des quartz, etc., taillés en haches, en racloirs et en disques ou rondelles. Ces instruments sont taillés sur toute leur surface par des retouches successives qui en enlèvent de

(1) Boule, Essai de Paléontologie stratigraphique de l'Homme. *Revue d'Anthropologie*, 3. 1888.

petits éclats. Ils sont associés à des restes d'*Elephas antiquus*. On ne connaît pas encore de crâne ou de squelette qu'on puisse rapporter avec certitude à cette période chelléenne.

2° Le type *Moustiérien*, qui se rencontre en particulier dans les grottes de la Dordogne, diffère du type précédent en ce que les objets sont taillés sur une seule face; l'autre présente seulement le plan d'éclatement. Les fragments de silex utilisés à cet effet sont plus petits, plus légers et plus pénétrants que dans le type chelléen ; ce sont les éclats obtenus en taillant le silex naturel et non plus le noyau lui-même dégrossi. Outre les haches, les lames ou couteaux et les disques, on voit apparaître des pointes et des racloirs qui peuvent être façonnés en sortes de scies retouchées d'un seul

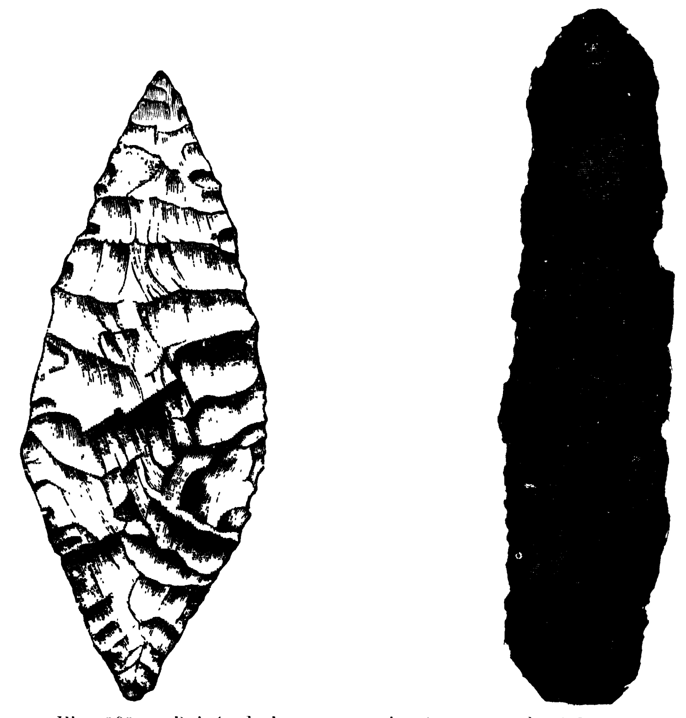


Fig. 565. — Pointe de lance, perçoir et couteau de Solutré.

côté. La hache du Moustier était certainement emmanchée au bout d'un bâton ou d'un os. Ces instruments étaient utilisés par les Hommes des races de Canstadt et de Cro-Magnon.

3° A l'époque *Solutréenne*, les couteaux ou racloirs sont taillés en biseau avec beaucoup de soin; les pointes servaient pour confectionner des lances et des javelots; elles étaient minces et bien symétriques, et parfois même elles présentaient un cran d'arrêt qui déchirait les chairs en sortant et aggravait ainsi la blessure.

4° Enfin, à l'époque *Magdaléenne*, dont le nom est tiré de la grotte de la Madeleine, dans la vallée de la Vezère, l'Homme a beaucoup moins retouché les fragments de silex et obtenait par un très petit nombre de retouches l'outil désiré, en travaillant seulement la portion utile. Mais, de plus, il faisait un grand usage des os et des bois de renne, dont il faisait des poi-

gnards, des pointes de lance ou de flèches, lisses ou barbelées ou même munies de forts crochets récurrents. On trouve aussi, associés à ces armes, des spatules, des aiguilles, des sifflets, et même des bâtons de commandement. L'Homme de la Madeleine avait des instincts artistiques très développés et dessinait ou sculptait parfois avec une fidélité extraordinaire sur l'or, l'ivoire ou la pierre; les animaux avec lesquels il vivait (Renne, Mammouth, Ours des cavernes, Cheval, Poissons, Oiseaux, etc.), et l'Homme lui-même (fig. 566).

Les produits de l'industrie Solutréenne et Magdaléenne sont associés aux restes de l'Homme de Cro-Magnon et des races brachycéphales. L'Homme de Furfooz, de l'âge du Renne, connaissait en outre la poterie (Dupont).

Après l'âge de la pierre taillée vient l'âge de la pierre polie, ou époque néolithique, qui partout a succédé à la précédente, sans qu'il y ait le moins du monde coïncidence dans les époques où s'est produit ce perfectionnement dans les diverses régions du globe.

La classification qui précède, établie pour la France, ne présente aucune généralité, même si l'on s'en tient à l'examen de la succession chronologique des instruments eux-mêmes. Tout d'abord les silex du type Chelléen se rencontrent souvent dans des formations manifestement plus récentes que

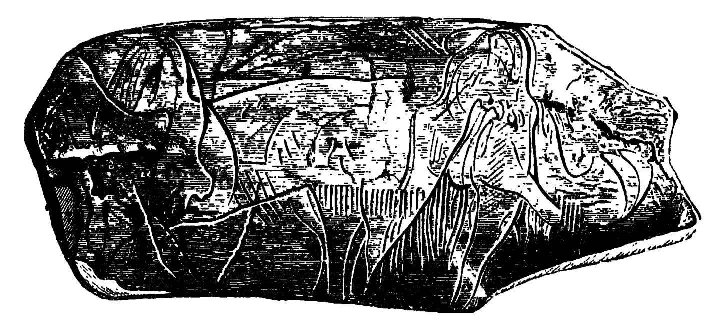


Fig. 566. — Mammouth gravé sur une plaque d'ivoire de la Madeleine.

l'âge de l'*Elephas antiquus* (Belgique, Italie, Inde, Amérique, etc.). En France même, ils sont fréquemment associés à des instruments du type Moustiérien. La même remarque s'applique à ce dernier type qui était encore employé au moyen âge dans les Canaries et à l'époque de la pierre polie dans la vallée de la Seine (Verneau). De plus, en Belgique, en France même, l'Homme de l'époque du Moustier connaissait manifestement l'usage de l'os (Fraipont), quoique le fait, pourtant indéniable, paraisse inadmissible à M. de Mortillet. L'Homme de Solutré, de son côté, avait déjà tenté des ébauches artistiques et faisait avec le silex de petites statuettes. En résumé, la classification ethnologique, soutenue par M. de Mortillet, n'a pas une valeur générale et ne peut se substituer à la méthode stratigraphique et paléontologique pour la subdivision des temps quaternaires.

Descendance de l'Homme. — La question de la descendance directe de l'Homme aux dépens d'un type simien est discutée par les savants les plus attachés à la cause transformiste. Il est certain qu'aucun Singe connu, ni vivant ni fossile, ne peut être considéré comme l'ancêtre *immédiat* de l'Homme. *Dryopithecus*, d'après les observations récentes de M. Gaudry, est le plus inférieur des Anthropomorphes, et non le plus élevé. Est-il nécessaire cependant de conclure que l'Homme forme une branche collatérale tout à fait distincte de celle des Simiens et dérive des Lémuriens, tels qu'*Anaptomorphus* (Cope) ou même d'un type encore plus primitif? Nous ne le pensons pas, et la *majeure partie* des caractères différentiels entre l'Homme et les Anthropoïdes nous paraissent provenir d'un simple perfectionnement.

L'Homme et les Anthropoïdes auraient dès lors un ancêtre commun, nettement Simien, qui aurait existé peut-être dans le Miocène et dont les descendants, évoluant dans des sens différents, auraient constitué des familles distinctes.

§ 5. Phylogénie des Mammifères.

Malgré de nombreuses et importantes lacunes, la phylogénie des Mammifères est aujourd'hui mieux connue que celle de tout autre groupe du règne animal, au moins en ce qui concerne les Euthériens. Les détails que nous avons donnés à propos de chaque grand groupe de chaque ordre et de chaque famille, nous dispensent de revenir sur ce sujet. Nous présenterons seulement, à titre de résumés, des arbres généalogiques très abrégés qui nous semblent représenter dans ses grandes lignes, l'état actuel de nos connaissances sur la question (p. 1040).

§ 6. — Répartition géologique des Mammifères (1).

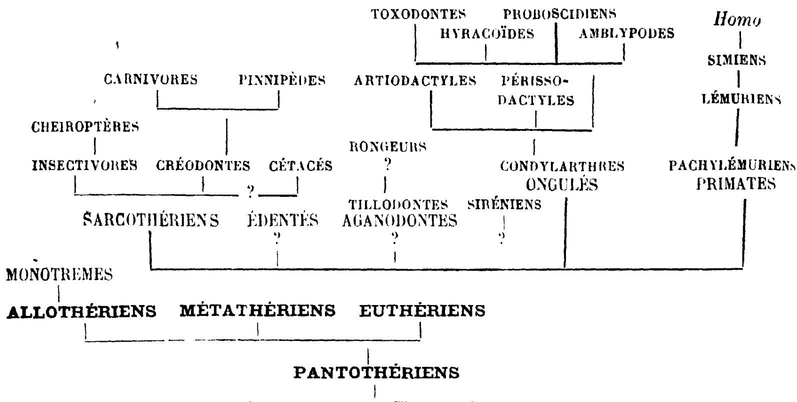
I. — *Ère mésozoïque.*

Caractères généraux. — Les Mammifères les plus anciens se rencontrent dans les couches du Trias supérieur qui renferment précisément les Reptiles qui en sont le moins éloignés par leur organisation, les Thériodontes et les Dicynodontes. Ces formes primitives ne sont connues, à part une exception (*Tritylodon*), que par des dents isolées ou des mâchoires inférieures. Toutefois, autant qu'on peut le supposer par des restes aussi incomplets, une trop grande distance sépare ces Mammifères des Reptiles en question pour qu'on puisse admettre entre eux une descendance *directe;* l'évolution des Mammifères a dû se produire à une époque un peu antérieure, aux dépens de formes reptiliennes peu éloignées des Théromorphes supérieurs, mais non spécialisées comme eux dans une direction particulière.

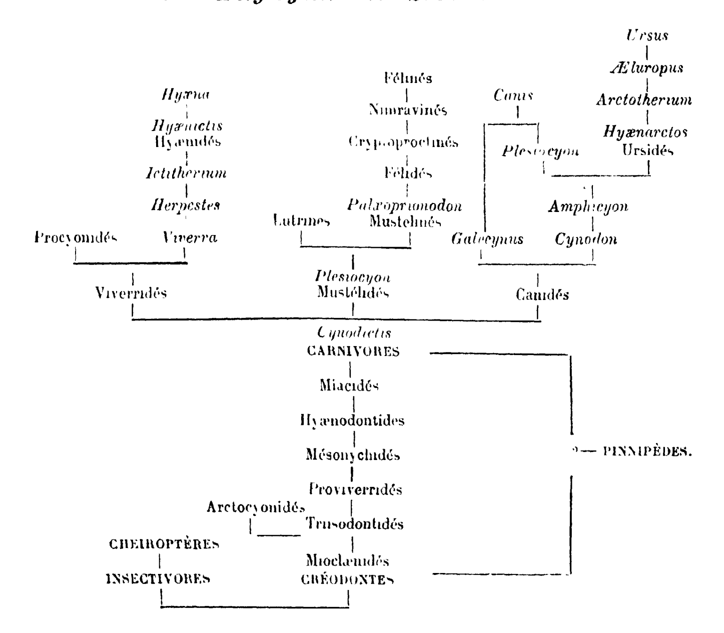
La faune mésozoïque de Mammifères consiste exclusivement dans ces formes inférieures que nous avons réunies dans la sous-classe des Protothériens, dont elle forme deux sous-classes, les *Pantothériens* et les *Allothériens* ou Multituberculés. Toutes sont malheureusement connues d'une façon très incomplète. Nous avons exposé plus haut les raisons qui font penser que les Pantothériens sont les ancêtres communs, encore indifférenciés,

(1) Rütimeyer. *Ueber die Herkunft unserer Thierwelt*, Basel, 1867. — Steinmann et Doderlein. *Elemente der Paläontologie*. — Zittel. Die geologische Entwickelung der Säugethiere, *Sitz. K. bayer. Akad. Wiss.* 1893. — Filhol. Cours professé à la Sorbonne, 1892-93.

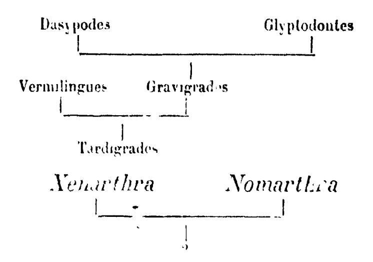
I. — *Phylogénie générale des ordres de Mammifères.*



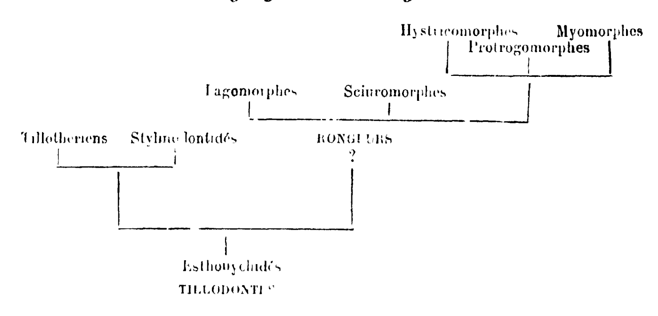
II. — *Phylogénie des Sarcothériens.*



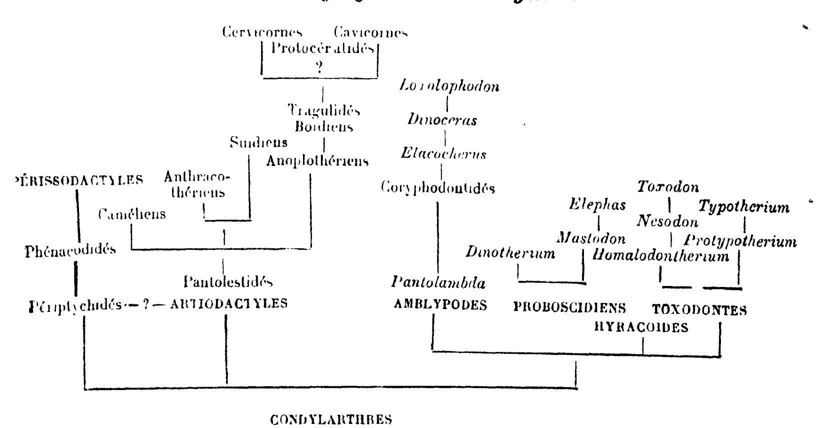
III. — *Phylogénie des Édentés.*



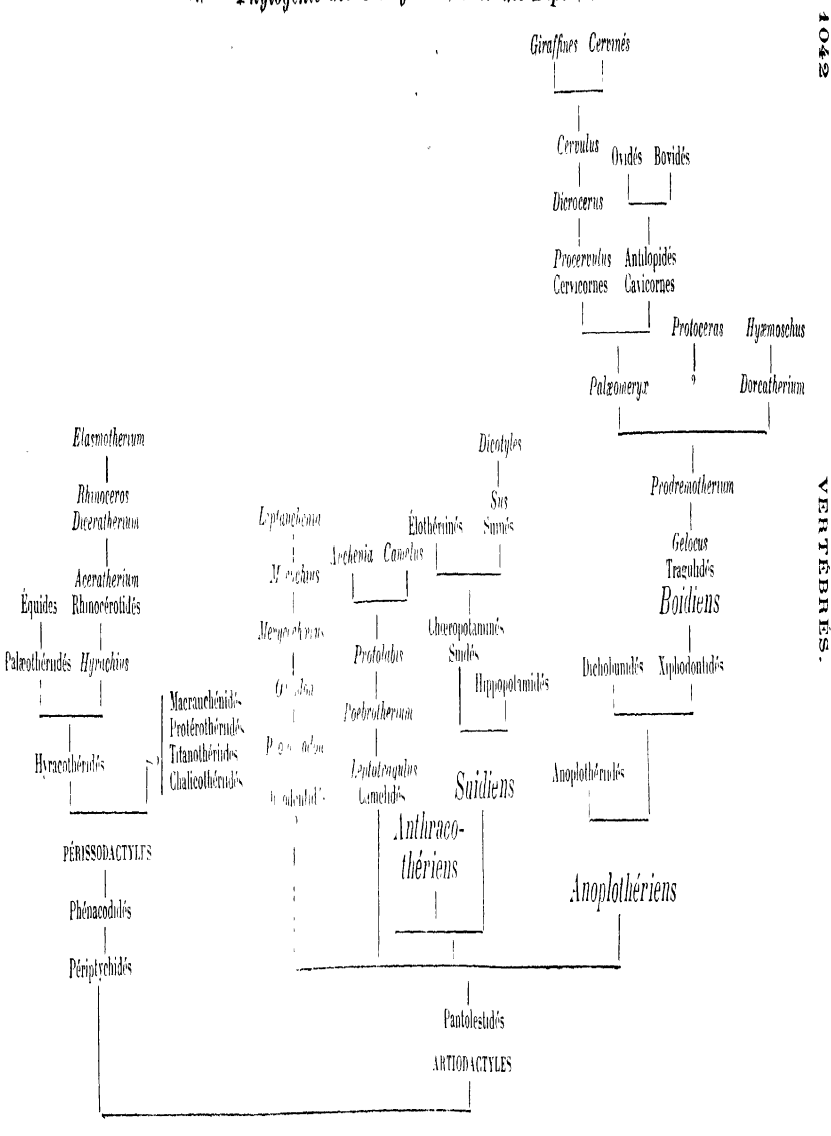
IV. — *Phylogénie des Aganodontes.*



V. — *Phylogénie des Ongulés.*



VI. — *Phylogénie des Condylarthres et des Diplarthres.*



des Marsupiaux et des Placentaires, tandis que les autres constituent une branche spécialisée qui s'est éteinte sans descendants au début de l'Éocène. C'est évidemment pendant l'ère mésozoïque qu'a commencé à se produire la distinction des grandes séries de Placentaires, qui apparaissent brusquement avec des caractères peu marqués à la vérité, mais cependant discernables, dès les premières couches du Tertiaire. D'ailleurs, les Protothériens sont déjà différenciés par leur régime en Carnivores, Herbivores, Omnivores, Insectivores; toutefois, les termes intermédiaires entre ceux-ci et les Placentaires manquent jusqu'ici. Nos connaissances sur les Mammifères mésozoïques sont en effet très incomplètes, malgré la fréquence de couches d'eau douce dans certaines régions.

Trias. — Les Mammifères triasiques sont jusqu'ici tous des Pantothériens appartenant à 3 familles distinctes (*Dromatheriidés*, *Plagiaulacidés*, *Tritylodontidés*). Ce fait suffit à prouver que l'évolution qui, des formes inférieures des Reptiles, a dû donner naissance aux Mammifères, s'est produite antérieurement au Trias supérieur.

En *Europe*, les couches les plus anciennes qui contiennent des débris de Mammifères sont celles du Keuper du Wurtemberg, où se trouvent des dents de *Microlestes*, et d'autres décrites par Fraas sous le nom de *Triglyphus*, genre identique à *Tritylodon* Ow., fondé sur des crânes de l'Afrique australe.

En *Afrique*, les couches de Karoo, dans la région du Cap, considérées comme appartenant au Trias supérieur, les mêmes qui contiennent un grand nombre de Reptiles Théromorphes, renferment le genre *Tritylodon*. Le Trias supérieur de la *Caroline du Nord* renferme *Dromatherium* et *Microconodon*, c'est-à-dire les Mammifères les plus inférieurs que l'on connaisse au point de vue de la dentition (*Protodontes* d'Osborn).

Jurassique. — La séparation des faunes déjà indiquées dans le Trias entre l'ancien et le nouveau continent s'accentue dans le Jurassique, et on ne connaît aucun genre commun entre les deux; il existe seulement des genres voisins appartenant aux mêmes familles. Le nombre des genres de Pantothériens et d'Allothériens est beaucoup augmenté.

Dans le Lias, les Mammifères sont inconnus. Dans le *Jurassique moyen*, ils ne sont représentés que par quelques genres du Bathonien de Stonesfield (*Amphitherium*, *Amphilestes*, *Phascolotherium*). Le *Jurassique supérieur*, au contraire, est riche en Mammifères, qui sont tous encore des Protothériens, mais indiquant déjà par la dentition des adaptations à des régimes variés.

Le Purbeckien d'Angleterre et les couches de Wyoming (*Atlantosaurus beds*) renferment les mêmes familles, représentées par des genres voisins. Ce sont d'abord des Insectivores primitifs (Amblothériidés, Stylacodontidés), puis des Carnassiers (*Phascolotherium, Triconodon, Spalacotherium*); en Europe, *Priacodon, Spalacotherium*, etc.; en Amérique *Menacodon*. Les Herbivores sont représentés par des Multituberculés, *Plagiaulax* et *Kurtodon* en Europe, *Ctenacodon* et *Bolodon* en Amérique. Enfin les Amphithériidés ont un type omnivore, *Amphitherium, Peralestes*, etc. (Purbeck), *Docodon*, etc., en Amérique.

Crétacé. — Dans le Crétacé, les Mammifères étaient inconnus jusqu'en 1882, année où ils furent trouvés par Marsh dans les couches de Laramie, dans le Wyoming. Ces couches appartiennent à l'étage le plus élevé du Crétacé supérieur et font le passage à l'Éocène. La présence de ces Mammifères, très analogues à la fois à ceux du Jurassique et à quelques-uns de ceux des couches de Puerco, en Amérique, et de Cernay près de Reims, qui sont nettement éocènes, est d'autant plus intéressante que ces mêmes couches contiennent aussi des Dinosauriens et ont ainsi un caractère nettement mésozoïque. On tend aujourd'hui à admettre que dans cette région du Wyoming la transition des temps secondaires aux temps tertiaires s'est faite graduellement, sans changement brusque de faune, et que la délimitation précise n'est pas réalisable.

Ces Mammifères de Laramie sont malheureusement très mal connus, n'étant représentés en grande partie que par des dents isolées qu'il est difficile de rapprocher les unes des autres pour reconstituer des types complets de mâchoires. Aussi beaucoup des genres fondés par Marsh sont-ils provisoires, et leur nombre a déjà été réduit par Osborn. Ce sont encore des Protothériens appartenant pour la plupart aux Plagiaulacidés (*Cimolodon, Nanomys, Dipriodon*, etc.), ou des Pantothériens (*Dryolestes, Pediomys*). Peut-être existait-il de véritables Marsupiaux de la famille des Didelphyides (*Didelphops, Cimolestes*) et un Tillodonte Il est à remarquer que cette faune ne nous donne aucune indication sur l'évolution qui a dû se produire à cette époque même, vers les Placentaires qu'on rencontre en abondance immédiatement au-dessus, dans les couches de Puerco.

II. — Ères Tertiaire et Quaternaire.

Caractères généraux. — Dès le début de l'Époque tertiaire, les restes de Mammifères deviennent beaucoup plus abondants,

souvent mieux conservés (surtout en Amérique pour les couches inférieures), et il est possible d'avoir des renseignements intéressants sur leur évolution. Les Mammifères prennent rapidement une telle importance qu'ils remplacent aussitôt les Reptiles comme formes essentielles, tant au point de vue biologique qu'au point de vue purement stratigraphique. Aussi, l'Ère tertiaire est-elle appelée très justement le *règne des Mammifères.*

On peut distinguer, pour toute l'étendue des temps tertiaires, 4 aires ou provinces de répartition plus ou moins distinctes.

I. L'*ancien continent*, comprenant l'Europe, l'Asie et l'Afrique septentrionale. Nos connaissances sur ces deux dernières régions sont assez clairsemées.

II. L'*Amérique du Nord*, dont la faune pendant longtemps est semblable dans ses grandes lignes à celle de la province précédente. Il n'est pas douteux que ces deux régions ont longtemps communiqué largement par une large bande de terre, située évidemment dans la région du Kamtchatka et de l'Alaska, et qui va en se rétrécissant de plus en plus. Les mêmes groupes se retrouvent constamment dans les deux pays, représentés par des genres identiques ou voisins. Il existe cependant des formes spéciales à l'Amérique, comme les Titanothériidés, les Dinocératidés D'autres comme les Condylathres, les Lémuriens, les Tillodontes, les Amblypodes, etc., sont bien mieux représentés en Amérique qu'en Europe et contribuent à donner, malgré tout, à la faune américaine un caractère spécial.

III. La faune *Sud-Américaine* est bien plus différente de celles de l'Europe et de l'Amérique du Nord que celles-ci ne le sont entre elles. Une large mer devait séparer jusqu'au Pliocène le continent boréal et le continent austral.

IV. L'*Australie* a dû former, avec quelques-unes des îles avoisinantes, un continent qui s'est séparé de très bonne heure (peut-être dès le Crétacé) des régions voisines. Aussi sa faune est-elle toute spéciale. On ne connaît comme Mammifères fossiles que des Marsupiaux. Il est vrai que les couches antérieures au Pliocène sont très mal connues. Toutefois, la fréquence des Marsupiaux dans l'Amérique du Sud rend vraisemblable l'hypothèse d'une réunion des deux continents austraux vers le début du Tertiaire.

Quoique le parallélisme des couches d'Europe et de celles de l'Amérique du Nord soit loin d'être rigoureux, nous croyons qu'il est avantageux d'examiner comparativement les faunes successives dans les deux pays, pour bien mettre en évidence leurs différences et leurs affinités.

Éocène de l'Europe et de l'Amérique du Nord. — A. *Éocène inférieur.* — L'Éocène inférieur peut se diviser nettement en deux groupes distincts. Le premier comprend en Europe les faunes de Cernay et d'Ay en Amérique, la faune de Puerco; le second la faune des Argiles à lignites et celle du Wasatch.

Premier groupe. — 1° La faune de *Cernay* près Reims, étudiée depuis de longues années par M. Lemoine, n'est encore connue malheureusement que par des dents ou des mâchoires isolées, sauf quelques exceptions (*Arctocyon*). Elle présente néanmoins un grand intérêt : elle se compose presque exclusivement de Placentaires, à l'exception de deux Multituberculés (*Neoplagiaulax, Liotomus*). Ces Placentaires sont encore très peu spécialisés, et il est très probable qu'ils renferment les souches encore indifférenciées, d'où sont issues les diverses séries de Mammifères que nous avons distinguées. On y trouve d'abord un Insectivore (*Adapisorex*), puis d'assez nombreux Créodontes, encore très primitifs (*Procynictis, Dissacus, Hyænodictis, Arctocyon*, etc.), puis des Ongulés primitifs, probablement Condylarthres (*Pleuraspidotherium, Orthaspidotherium*), et enfin une forme qui est probablement l'un des ancêtres des Lémuriens (*Plesiadapis*).

2° La faune *Agéienne* (d'Ay, près Reims), intercalée dans l'Argile à lignites, présente tout d'abord un certain nombre de genres identiques aux précédents, ou tout au moins très voisins : tels sont *Adapisoriculus* (Insectivore), *Hyænodictis, Protoproviverra* (Créodontes), *Protadapis* et *Plesiadapis* (Pachylémuriens). Mais les Multituberculés ont disparu et de plus apparaissent quelques genres où s'accentue l'évolution vers les Ongulés plus spécialisés (*Pachynolophus, Lophiodochœrus* parmi les Périssodactyles ; *Protodichobune, Lophiodon*, parmi les Artiodactyles). Les Rongeurs sont peut être déjà représentés par *Decticadapis* et *Plesiarctomys*. *Plesiesthonyx* est peut-être un représentant des Tillodontes primitifs de l'Amérique.

3° La faune de *Puerco* (Nouveau-Mexique), se relie intimement à celle de Laramie et présente avec celles de Cernay et d'Ay en France la plus grande analogie. Elle est seulement beaucoup plus riche, dans l'état actuel de nos connaissances, et présente 93 espèces de Mammifères. Les Multituberculés sont représentés par *Neoplagiaulax* et des formes spéciales à l'Amérique (*Chirox, Polymastodon*). Les Créodontes (*Mioclænus, Chriacus*, etc.), les Condylarthres (*Periptychus, Protogonia*), et les Lémuriens sont plus nombreux : et enfin on trouve des Amblypodes (*Pantolambda*), des Tillodontes (*Psittacotherium*, etc.), qui ne sont pas connus en Europe.

L'ensemble des faunes paléocènes de Puerco et des environs de Reims présente donc des caractères d'un grand intérêt au point de vue de l'évolution. Ce sont : 1° la persistance de quelques descendants attardés des Protothériens mésozoïques, qui se montrent ici pour la dernière fois ; 2° l'apparition des Tillodontes, formes assez isolées et encore peu spécialisées ; 3° la coexistence d'une foule de formes, peu spécialisées également, que l'on peut avec quelque difficulté répartir dans cinq ordres : Insectivores, Créodontes, Condylarthres, Amblypodes, Pachylémuriens. Tous ces animaux sont encore très voisins les uns des autres et présentent un grand nombre de caractères communs : ils ont cinq doigts, plantigrades, protégés par des productions cornées intermédiaires entre des griffes et des sabots ; les pièces du bras, de la jambe, du carpe et du tarse sont toutes séparées ; l'humérus a *en général* un foramen entépicondylien, le fémur un troisième trochanter et le carpe un central. Le cerveau est peu développé, l'encéphale lisse. La dentition complète et primitive $\left(\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}\right)$ ne montre que très faiblement l'adaptation aux divers régimes ; les molaires sont toujours brachydontes, trituberculaires à la mâchoire supérieure, trituberculaires-sectoriales à la mâchoire inférieure. On est donc encore bien près d'un type moyen, très généralisé, de Mammifères, qu'il est très facile d'imaginer et qu'on trouvera sans doute quelque jour parmi les formes encore peu connues : ce type placentaire serait l'ancêtre commun des Carnivores, des Ongulés, des Primates, et peut-être des Tillodontes et des Rongeurs.

Deuxième groupe. — 1° La faune des *Argiles à lignites* n'est pas riche en Mammifères, et ne présente guère que *Lophiodon*, *Coryphodon* et *Paleonictis*.

D'autre part, le *Bohnerz* de Suisse, dont une partie semble appartenir à cet âge, a fourni tout récemment à Rütimeyer (1) d'autres formes encore très incomplètes, des Condylarthres (*Phenacodus*, *Protogonia*), des Tillodontes (*Esthonyx*, *Calamodon*), des Créodontes (*Proviverra*, *Cynohyænodon*) et des Lémuriens (*Pelycodus*, *Hyopsodus*). Ces formes sont identifiées pour la plupart à celles qui existaient à la même époque en Amérique.

En Amérique, les couches des monts *Wasatch* (Wyoming, Utah, Nouveau-Mexique, etc.), superposées à celles de Puerco, nous renseigne beaucoup mieux sur l'évolution des Mammifères. Les Protothériens ont complètement disparu. Les Placentaires accentuent leur évolution divergente : les Créodontes sont plus

(1) Rütimeyer. Die Eocäne Saugethierwelt von Egerkingen. *Abh. Schw. Pal. Gesellsch.* 1891.

franchement carnassiers (*Palæonictis*, *Pachyæna*, *Oxyæna*). Les Insectivores apparaissent pour la première fois en Amérique (*Diacodon*, *Centetodon*), de même que les Rongeurs (*Paramys*).

Les Ongulés commencent aussi à se diviser en séries distinctes : aux Condylarthres (*Phenacodus*, *Meniscotherium*) sont associés leurs descendants, qui évoluent les uns dans le sens périssodactyle (*Hyracotherium*, *Pachynolophus*, *Eohippus*, etc.), les autres dans le sens artiodactyle, encore très vaguement indiqué chez *Pantolestes*. Les Amblypodes sont représentés surtout par *Coryphodon*, et les Tillodontes atteignent déjà leur apogée avec *Esthonyx*, *Calamodon*, etc. Les Pachylémuriens se multiplient rapidement : les uns sont encore d'organisation très primitive (*Pelycodus*, *Hyopsodus*, *Tomitherium*). D'autres comme *Anaptomorphus*, sont déjà plus élevés et annoncent déjà les Simiens. Il n'est pas bien surprenant de constater la haute antiquité de cette série des Primates, quand on se rend compte de la faible spécialisation qu'indiquent tous leurs caractères anatomiques.

B. *Eocène moyen.* — L'Éocène moyen ne nous apprend pas grand'chose en Europe sur la phylogénie des Mammifères. Les gisements de Buchsweiller (Alsace) et d'Argenton (Indre) ont fourni *Lophiodon* et *Pachynolophus*, avec des Périssodactyles (*Hyracotherium* et *Palæotapirus*, et probablement des Créodontes (*Palæonictis*).

C'est encore l'Amérique du Nord avec les couches de *Bridger* à *Dinoceras*, dans le Wyoming, qui a fourni les plus précieuses collections. On y voit apparaître tout d'abord les Marsupiaux typiques, avec *Didelphys* et les *Cheiroptères*. Les Créodontes sont encore nombreux (*Mesonyx*, *Proviverra*) et de plus en plus nettement carnassiers. Les Tillodontes sont en décroissance avec *Tillotherium*. Les Condylarthres ont disparu, et font place à des formes nombreuses de plus en plus spécialisées de Périssodactyles et d'Artiodactyles. Parmi les premiers, quelques-uns existaient déjà dans le Wasatch (*Hyracotherium*, *Pachynolophus*, *Eohippus*); d'autres sont nouveaux (*Epihippus*, *Hyrachius*, *Amynodon*, etc.). Mais le rôle principal est joué par les Amblypodes gigantesques, *Uintatherium*, *Dinoceras* et *Loxolophodon*, les géants de l'époque. On trouve enfin les Rongeurs, et les Lémuriens du Wasatch. Un dernier fait important à signaler est l'apparition des Cétacés avec *Zeuglodon* en Europe et en Amérique, et des Siréniens avec *Halitherium* en Europe et dans l'Afrique septentrionale.

C. *Éocène supérieur.* — Dans l'Éocène supérieur, la nature des dépôts redevient favorable à la conservation des Mammifères

en Europe, et ces animaux redeviennent très abondants. Zittel a relevé une liste de 119 genres pour l'Europe seule, ce qui constitue une faune deux fois plus riche que la faune actuelle. A cet âge appartiennent en France le gypse des environs de Paris, les lignites de la Débruge près d'Apt, en Angleterre les couches de Bembridge, une partie du Bohnerz de Suisse, de Souabe et de Franconie. Quant aux Phosphorites du Quercy, leur âge a été longtemps débattu, et il est prouvé aujourd'hui que leur formation a commencé pendant l'Éocène supérieur et s'est continuée pendant une partie du Tongrien. D'ailleurs, dans son ensemble la faune mammalogique de l'Éocène supérieur diffère peu de celle du Tongrien, et beaucoup de genres sont communs aux deux formations. Aussi les géologues allemands placent-ils dans l'Oligocène les formations saumâtres et d'eau douce de l'Éocène supérieur de France.

Dans ces couches existent d'abord des Marsupiaux, véritables voisins des Sarigues (*Peratherium*), qui persistent en France jusqu'au Miocène inférieur; des Insectivores (*Amphidozotherium*), des Cheiroptères, les plus anciens connus. Les Créodontes atteignent leur apogée (*Hyænodon*, *Oxyæna*, *Proviverra*, *Pterodon*, etc.), mais sont associés pour la première fois à des Carnivores vrais, des Nimravidés, à des Viverridés tels que *Cynodictis*, et aux ancêtres communs des Canidés et des Ursidés (*Amphicyon*). Les Rongeurs étaient très abondants (*Hystrix*, *Issiodoromys*, *Plesiarctomys*, *Myoxus*, etc.). Les Ongulés jouent le rôle essentiel : *Anchilophus*, *Palæotherium* et *Paloplotherium* sont les formes les plus répandues. Quelques genres des formations précédentes persistent encore (*Lophiodon*, *Pachynolophus*), et se montrent pour la dernière fois.

En revanche, on constate l'apparition des premiers Rhinocéros (*Aceratherium*).

Les Artiodactyles prennent la prépondérance, et appartiennent pour la plupart aux formes les moins différenciées : ce sont des Anthracothériens, ancêtres des Suidés (*Chæropotamus*, *Cebochærus*, *Palæochærus*), des Anoplothériens (*Anoplotherium*, *Diplobune*, *Xiphodon*), mais les Condylarthres et les Amblypodes ont disparu. Les Pachylémuriens jouent un rôle important avec *Adapis* et *Necrolemur*. Les petits Mammifères, Insectivores, Rongeurs sont aussi assez richement représentés. Les *Édentés* ont été récemment découverts par M. Filhol dans les Phosphorites.

En Amérique, la faune d'*Uinta*, qui dérive directement de celle du Bridger, diffère par des détails de celle de l'Europe :

les genres représentatifs sont voisins des précédents, mais ordinairement distincts : il est probable que les communications devenaient difficiles entre les deux continents.

Oligocène de l'Europe et de l'Amérique du Nord. — *A. Tongrien.* — Le Tongrien n'est pas très riche en Mammifères ; l'une des localités les plus riches est Ronzon près le Puy. La plupart des Mammifères qu'on y trouve sont déjà représentés dans l'Éocène supérieur (*Peratherium*, *Anthracotherium*, *Diplobune*, *Xiphodon*, *Palæotherium*, *Hyænodon*, etc.). Les Lémuriens ont disparu.

B. A l'*Aquitanien* appartient en particulier le calcaire de Saint-Gérand-le-Puy, qui correspond au calcaire de Beauce. La faune dérive encore nettement de celle de l'Éocène supérieur. On trouve en particulier beaucoup de genres cités pour le Tongrien (*Peratherium*, *Anthracotherium*, *Hyænodon*) qui s'éteignent alors. Mais l'évolution est un peu plus avancée : les Créodontes sont définitivement remplacés par les Carnivores plus nombreux, comme *Amphicyon*, *Plesictis*, *Viverra*, *Mustela*, *Lutra*, et le premier Félidé (*Prælurus*). Les Anthracothériens se voient pour la dernière fois. Pour les Périssodactyles il faut remarquer la persistance d'*Acerotherium* et l'apparition de *Rhinoceros* et de *Tapirus*. Il n'y a pas de Lémuriens, de Singes, d'Équidés et d'Édentés.

Les couches de *White-River*, qui succèdent en Amérique à celle de l'Uinta, semblent correspondre à celles du Tongrien et de l'Aquitanien. Elles diffèrent de celles de l'Uinta par l'extinction des Amblypodes et des Tillodontes. Leur rôle est rempli par de gigantesques Périssodactyles, les *Titanothériens* et *Aceratherium* Les Lémuriens tendent à disparaître, ou même ont disparu si *Menotherium* et *Laopithecus* sont des Simiens. Les Créodontes se montrent pour la dernière fois avec *Hyænodon* ; en revanche les Carnivores font leur apparition en Amérique avec *Amphicyon*, *Cynodon* et des Nimravinés. Les Équidés continuent leur évolution avec *Mesohippus*, et les Artiodactyles sont représentés surtout par les Caméliens primitifs, *Poebrotherium*, *Agriochærus*, *Oreodon*, etc., et des Tragulidés tout à fait spéciaux (*Leptomeryx*, *Hypertragulus*). Enfin le genre curieux *Protoceras*, tout à fait spécial à l'Amérique, fait ici son apparition.

Miocène de l'Europe et de l'Amérique du Nord. — Le *Miocène inférieur* de France est plus riche encore que l'Oligocène. Les couches de Sansan, de Simorre (Gers) et de Saint-Gaudens ont fourni à M. Filhol un sujet d'étude inépuisable. Elles contiennent de nombreux Insectivores, Cheiroptères et Rongeurs.

Parmi les Carnassiers, il faut signaler les grands Nimravidés, *Machærodus* et *Pseudælurus*, des Mustélidés, des Canidés encore peu spécialisés (*Hemicyon*, *Pseudocyon*, *Amphicyon*). Mais les Mammifères les plus abondants étaient les Ongulés. Parmi les Périssodactyles, *Anchitherium* annonce les Équidés, et *Acera-therium* est associé à *Rhinoceros* qui en dérive directement. Les Artiodactyles continuent leur évolution divergente : *Hyotherium* se rapproche des *Suidés*, et l'on voit apparaître les premiers Cervidés (*Dicrocerus*) et Antilopidés. Les Proboscidiens apparaissent avec les Mastodontes (*Tetrabelodon angustidens*, etc.), et les Singes avec *Pliopithecus*, *Dryopithecus*.

Les dépôts de Simorre et de Saint-Gaudens, très peu postérieurs à ceux de Sansan, en diffèrent surtout par la présence de *Dinotherium*.

Les autres localités ayant la même faune que les couches précédentes, et correspondant au Langhien, à l'Helvétien ou au Tortonien, se rencontrent encore en France dans l'Orléanais et en Touraine, à Œningen, dans le bassin de Vienne, en Italie (Monte Bamboli), etc. Toute cette faune européenne du Miocène se distingue des faunes précédentes par la richesse en Mammifères marins qui sont des Cétacés (*Squalodon*, *Hoplocetus*, *Cetotherium*), des Siréniens (*Halitherium*, *Rhytiodus*) et des Pinnipèdes (*Prophoca*, etc.).

Le *Miocène supérieur* est représenté en France par les dépôts du mont Léberon, etc., qui ont la même faune que ceux de Pikermi dans l'Attique, et ont été étudiés comme eux par M. Gaudry. La faune de Pikermi, la plus riche de l'époque, comprend surtout des animaux de grande taille. Ce sont d'abord de nombreux Carnassiers, tels que *Metarctos*, *Mustela*, *Ictitherium*. *Hyænictis*, *Machærodus*, *Hyæna* et *Felis*, ces deux derniers se montrant pour la première fois. Parmi les Périssodactyles se montrent *Rhinoceros* et *Hipparion*. Parmi les Artiodactyles, des Suidiens (*Sus*), des Girafes (*Helladotherium*) et de nombreuses Antilopes (*Palæoryx*, *Palæoreas*, *Gazella*). Les Proboscidiens appartiennent aux genres *Dinotherium* et *Tetrabelodon*. Enfin l'un des animaux les plus intéressants est *Mesopithecus Pentilici*, voisin des Macaques et des Semnopithèques.

Le Miocène inférieur en Amérique est constitué par les couches de *John-Day*, où les Créodontes et les Brontothériens ont disparu. Les formes dominantes sont les Oréodontidés et les Équidés (*Anchitherium*), les Canidés et les Nimravidés. De nombreuses formes sont identiques à celles d'Europe (*Rhinoceros*, *Aceratherium*, *Steneofiber*, *Lepus*).

Au-dessus viennent les couches de *Deep-River* dans le Nebraska, l'Orégon, etc., correspondant à peu près à l'Helvétien et au Tortonien d'Europe. On y trouve *Mastodon*, *Anchitherium*, de nombreux Oréodontidés et Camélidés.

Le parallélisme des couches d'Europe et d'Amérique continue à se faire d'une manière très imparfaite. Ainsi les couches de *Loup-Fork* à *Pliohippus* sont rapportées tantôt au Miocène supérieur, tantôt au Pliocène inférieur et au Pliocène moyen, et il est probable qu'elles correspondent à tout cet ensemble. Elles contiennent des Équidés (*Protohippus*, *Pliohippus*, *Hipparion*, *Equus*), de nombreux Camélidés (*Procamelus*) et Oréodontidés (*Merychius*, *Merycochœrus*), des Rongeurs, des Carnivores (*Canis*, Nimravidés, etc.). Cette faune s'éloigne de celle de l'Europe plus que la précédente, et il est vraisemblable que la communication entre les deux continents, qui se faisait par le nord, devenait de plus en plus étroite.

Pliocène de l'Europe et de l'Amérique du Nord. — Les Mammifères du *Pliocène inférieur* sont mal connus en Europe. Dans le *Pliocène moyen* au contraire, ils sont abondants près de Montpellier et dans le Roussillon (Gervais et Depéret). Ce sont de nombreux Insectivores et Rongeurs, peu différents pour la plupart des actuels; des Carnassiers (*Felis*, *Hyæna*, *Ursus*). Les Périssodactyles, très abondants, sont *Rhinoceros leptorhinus*, qui s'étend dans tout le Miocène, *Tapirus*, *Hipparion crassum*. Parmi les Artiodactyles, citons *Sus provincialis* de grande taille, des Gazelles, des Cerfs (*C. ramosus*) et des Proboscidiens (*Mastodon arvernensis*). Les Dinothériidés et les Chalicothériidés ont disparu.

Après les couches de Loup-Fork viennent en Amérique les couches à *Equus* qui occupent de vastes espaces dans les États de l'Ouest, et les couches à *Megalonyx*, contemporaines, qui s'étendent dans les États de l'Est. Ces dépôts correspondent à la fin du Pliocène ou au commencement du Quaternaire. Elles sont très remarquables par l'invasion de formes venues de l'Amérique du Sud, jusque-là complètement séparée, et absolument dictincte par sa faune mammalogique. Ce sont les grands Édentés (*Megalonyx*, *Mylodon*, *Glyptodon*, *Chlamydotherium*), des Toxodontes, etc. Mais d'autre part les formes préexistantes continuent leur évolution et se rapprochent de plus en plus des formes actuelles. Citons, parmi les Carnassiers : *Procyon*, *Putorius*, *Mustela*, *Lutra*, *Canis*, *Felis*, *Machærodus;* parmi les Rongeurs : *Castor*, *Castoroides*, *Sciurus*, *Arctomys*, *Lagomys*, etc. ; parmi les Périssodactyles : *Tapirus*, *Equus*, *Hipparion;* comme

Suidiens: *Dicotyles;* comme Ruminants: *Auchenia, Cervus, Alces, Bos;* comme Proboscidiens: *Mastodon, Elephas.*

Nous ne pouvons discuter ici la question de savoir si les sables de Saint-Prest, le Forest-Bed de Cromer, etc., appartiennent au Pliocène supérieur ou au Quaternaire. Ces couches sont caractérisées par *Elephas meridionalis, Rh. leptorhinus, Rh. etruscus, Ursus arvernsis*, etc. Les diverses faunes du Pliocène et du Quaternaire se succèdent sans secousses brusques et se mélangent de telle façon qu'il est impossible d'établir des divisions absolues fondées sur des renouvellements complets de la faune. Les extinctions et les migrations ne se produisent pas simultanément pour toutes les espèces.

Quaternaire. — Dans son ensemble, la faune quaternaire comprend presque exclusivement des genres actuellement vivants, à l'exception d'*Elasmotherium, Machærodus*, etc. La première faune diluviale ou première faune interglaciaire, est caractérisée surtout par *E. antiquus* et *Rh. Merckii*; les espèces éteintes ou modifiées depuis sont nombreuses (*Bos primigenius, Bison priscus, Ursus spelæus, Hyæna spelæa, Machærodus latidens*. L'homme de cette époque taillait les silex *chelléens*. Le changement de climat qui alors détermina la plus grande extension glaciaire, amena l'extinction d'un certain nombre de formes (*E. antiquus, Hippopotamus major, Elasmotherium, Machærodus*). En même temps un grand nombre de formes cantonnées jusque-là dans le Nord ou au sommet des montagnes envahissent l'Europe occidentale et forment l'élément nouveau de la faune : tels sont *E. primigenius, Rh. Antiquitatis, Rangifer tarandus, Ovibos moschatus, Myodes, Arvicola, Lagomys*, etc. Quand la température s'est radoucie, une partie des Mammifères a été refoulée vers le Nord (*Renne, Lemming, Lagomys, Hermine*, etc.) tandis que les autres se maintenaient (*Equus, Canis lupus, vulpes* et *domesticus, Sus scrofa, Castor fiber*). D'autres enfin étaient éteints ou avaient continué leur exode vers le midi (*Rhinoceros, Elephas, Felis, Hyæna*).

La faune quaternaire de l'Amérique du Nord se distingue difficilement de celle qui précède (*Equus beds*) et paraît plus pauvre que celle de l'Europe. En particulier les genres *Equus, Rhinoceros, Hippopotamus, Dicotyles, Sus, Machærodus*, etc., font jusqu'ici défaut. Les espèces sont différentes de celles d'Europe et proviennent directement de celles d'Amérique.

Tertiaire et Quaternaire dans l'Amérique du Sud. — Les découvertes faites depuis quelques années dans la République Argentine par Burmeister, Moreno et surtout F. Ameghino ont

mis au jour une faune d'un très grand intérêt, qui présente des caractères absolument spéciaux qui l'isolent de celles qui caractérisent les autres régions du globe. Les formations où se rencontrent en très grande abondance ces Mammifères, sont d'origine lacustre et il s'y intercale peu de couches marines. Comme d'autre part les Mammifères ne se retrouvent pas ailleurs, sauf à la fin de la période, ce n'est qu'avec de grandes difficultés que l'on peut établir un parallélisme, même approximatif, entre ces couches et celles de l'Europe, et les dissentiments entre les auteurs sont profonds à cet égard. L'Amérique du Sud a formé évidemment pendant toute l'époque tertiaire un vaste continent, isolé du continent septentrional qui comprenait l'ancien monde et l'Amérique du Nord : peut-être était-elle seulement unie à l'Australie. Sur ce sol les formes ont évolué d'une manière spéciale, et la lutte pour l'existence a favorisé des groupes inférieurs qui n'ont pas pris naissance ou sont tout à fait subordonnés dans les autres régions. Cette faune en effet est caractérisée par l'abondance des Édentés et des Rongeurs.

Les premières couches que l'on puisse attribuer au Tertiaire sont des graviers superposés aux formations guaraniennes qui sont manifestement crétacées. Elles sont développées le long du Rio-Negro, et constituent la formation *Pehuenche*. Elles ont fourni jusqu'ici peu de débris : des Mammifères indiscutables, mais peu déterminables, sont rapportés par Ameghino aux Toxodontes, aux Édentés, aux Plagiaulacidés. Ils sont associés à des Crocodiles opisthocœliques et à des Dinosauriens (?) gigantesques. Ces couches sont assimilées par Ameghino à celle de Puerco.

Au-dessus vient l'importante formation *Santa-Cruzienne*, considérée par Ameghino comme éocène. Cette riche faune (121 genres d'après Ameghino) est remarquable par l'absence d'Insectivores, de Cheiroptères, de Carnivores, d'Artiodactyles et de Lémuriens ; les Ongulés ne sont représentés que par les Toxodontes et les Macrauchénidés, spéciaux à cette région, et les Rongeurs par les Hystricomorphes absents des autres pays à cette époque. Avec eux les Édentés dominent (Vermilingues, Tardigrades, Gravigrades, Glyptodontes, Dasypodes), ainsi que des formes inférieures, considérées par Ameghino en partie comme des Marsupiaux, en partie comme des Plagiaulacidés. Enfin signalons l'existence des Singes platyrhiniens (*Homunculus*, *Anthropops*).

Les couches lacustres de Santa-Cruz sont surmontées de formations marines, considérées par Ameghino comme oligocènes,

et ensuite par de vastes nappes basaltiques. Puis vient la formation *Patagonienne* de la Patagonie et de l'Uruguay. Les Édentés, les Rongeurs, les Toxodontes, les Protérothériidés et Macrauchénidés forment la plus grande partie de la faune : le reste est constitué par trois genres de Marsupiaux, des Édentés et des Siréniens. En laissant de côté ces derniers, essentiellement voyageurs, on voit que la faune patagonienne n'est que la continuation appauvrie de la précédente.

Le Miocène supérieur et le Pliocène inférieur sont représentés dans la République Argentine par la formation *Araucanienne*, comprenant jusqu'ici soixante espèces ; les genres sont en partie préexistants, en partie nouveaux, mais dans ce cas, dérivent pour la plupart nettement des précédents. Il faut signaler toutefois un fait important, l'invasion de la région par des formes de grande taille venues de l'Amérique du Nord, *Hippidium*, *Tapirus*, *Auchenia*, *Mastodon* et *Canis*. La communication s'établit en effet entre les deux continents, et les formes en question se rencontrent dans les couches de Loup-Fork.

Le Pliocène supérieur est représenté par le *Pampéen*, le dépôt plus riche qui ait existé dans la région (235 espèces contre 107 à l'époque actuelle). Les Édentés, les Toxodontes, les Typothériens, les Macrauchénidés, atteignent leur apogée, et un très grand nombre d'entre eux s'éteignent à la fin de la période : c'est ce qui arrive pour ces trois derniers ordres et pour des sous-ordres entiers des Édentés (Gravigrades, Glyptodontes). Les Rongeurs au contraire se sont maintenus. On pourrait être tenté d'attribuer cette disparition des formes de grande taille à l'invasion plus accentuée que précédemment par des formes venues d'Amérique du Nord, comme les grands Carnivores (*Canis*, *Felis*, *Machærodus*), les Périssodactyles (*Hippidium*, *Equus*, *Tapirus*), les Artiodactyles (*Cervus*, *Dicotyles*, *Auchenia*). Mais il est à remarquer que la plupart de ces formes ont disparu aussi de la région.

Le *Quaternaire* est mal défini dans la République Argentine, et beaucoup d'auteurs (Steinmann, Burmeister) y font rentrer les formations pampéennes. La faune des couches qui surmontent ces dernières a de grandes analogies avec la faune actuelle.

Embranchement IX VERTÉBRÉS.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl V MAMMIFÈRES....... ..																
S. Cl. I. PROTOTHÉRIENS...																
O. I. PANTOTHÉRIENS......... ...																
O. II. ALLOTHERIENS........... ..																
O. III. MONOTRÈMES..............																
S. Cl. II. MÉTATHERIENS...																
O. I. POLYPROTODONTES...... . .										?						
O. II. DIPROTODONTES...... .. .																
S. Cl. III. EUTHERIENS. ...																
1er groupe Sarcothèriens.. ..																
O. I. INSECTIVORES...																
O. II. CHEIROPTÈRES.......																
O. III. CRÉODONTES.......... .																
O. IV. CARNIVORES....																
O. V. PINNIPÈDES......																
2e groupe Aganodontes																
O. VI. TILLODONTES																
O. VII. RONGEURS...																
3e groupe Édentés.																
O. VIII. EDENTES																
Xenarthra.																
Nomarthra.																
4e groupe. Ongulés																
O. IX. CONDYLARTHRES..... . .																
O. X. PÉRISSODACTYLES.. . ..																
O. XI. ARTIODACTYLES....																
PANTOLESTIENS...... . ..																
ANTHRACOTHÉRIENS.																
SUIDIENS.																
ANOPLOTHÉRIENS																
CAMÉLIENS											?					
BOVIDIENS....																
O. XII AMBLYPODES																
O. XIII. PROBOSCIDIENS																
O. XIV. TOXODONTES.......																
[O. XV HYRACOIDES].																
5e groupe Thalassothèriens ...																
O. XVI CÉTACÉS												?				
O. XVII. SIRÉNIENS																
6e groupe. Primates......																
O. XVIII. LEMURIENS...																
O. XIX. SIMIENS......												??				
Hominiens.........												?	?	?		

III[e] PARTIE

PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE (1)

La Paléontologie végétale ou Paléophytologie a pris naissance en France. Les premiers ouvrages où les plantes fossiles soient systématiquement analysées sont ceux de A. Brongniart (2), datant de 1822 et 1828. Depuis cette époque, cette science a pris un rapide essor et se perfectionne rapidement (3). Les savants auxquels on est principalement redevable de ses progrès sont : Schimper, Grand'Eury, Renault, Zeiller, de Saporta en France ; Sternberg, Geinitz, Göppert, Unger, Gümbel, Sturr, Schenk, de Solms-Laubach en Allemagne ; Feistmantel, von Ettingshausen en Autriche ; Nathorst en Suède, Heer en Suisse, Williamson, Hartog, Kidston en Angleterre, Lesquereux aux États-Unis, W. Dawson au Canada, etc.

On peut dire que, grâce aux efforts de tous ces savants et de bien d'autres encore, la Paléontologie végétale est plus avancée, au moins à certains points de vue, que la Paléontologie animale.

(1) **Ouvrages généraux.** — W. P. Schimper, *Traité de paléont. végét.* 1869-74. — Zittel, *Traité de paléontologie. II, Paléont. veg.* par W. P. Schimper et A. Schenk. 1879-1889. — B. Renault, *Cours de Botanique fossile*, I-IV, 1881-85. — Marion et de Saporta, l'*Evolution du monde végétal*, 1881-85. — de Saporta, *Le monde des Plantes avant l'apparition de l'Homme*, 1879. — Graf zu Solms-Laubach. *Einleitung in die Palæophytologie*, 1887.

Flores fossiles locales. — A. PALÉOZOIQUE. — Grand'Eury, *Flore carbonifère de la Loire*, 1877. — Zeiller, *Végétaux fossiles du terrain houiller de la France* 1880. — Kidston, *Catal. palæoz. pl. British museum*, 1886. — Williamson, Fossil pl. of Coal measures, *Phil. Trans.* 1871-93.

B. MÉSOZOIQUE. — De Saporta, Plantes Jurassiques, *Paléont. Fr.* 1873-87. — Heer, *Flora fossilis arctica* 1868-83 — Gardner. On mesozoic Angiospermes. *Geol. Mag.* 1886. — Feistmantel, *Pal. Indica* [II], vol. I et [XII] vol. II.

C. CŒNOZOIQUE. — Gardner, British eocene Flora. *Pal. soc.* 1879-85. — Heer, *Flora tertiaria Helvetiæ*. 1855-56. — Von Ettingshausen, Tertiärfloren der Œster. Monarchie, *Abh. K.-K. Reichst.* 1855. — Fossil flora of New-Zealand. — Tertiary flora of Australia, *Geol. Mag.* 1877.

(2) A. Brongniart, Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles. *Mém. Mus. Hist. nat.*, vol. VIII (1822). — *Histoire naturelle des végétaux fossiles*, 1828, etc.

(3) On trouve une liste longue et très complète des principaux travaux de Paléontologie végétale jusqu'en 1887 dans l'ouvrage de Solms-Laubach. « Einleitung in die Palæophytologie, 1887 ».

Cela tient avant tout à la proportion incomparablement moindre des formes variées. Il est incontestable que si on fait abstraction de la multiplicité des espèces, le Règne végétal apparaît comme infiniment plus uniforme que le Règne animal, et ce n'est guère que dans les groupes inférieurs (Algues et Champignons) que nous trouvons une variété comparable à celle des Protozoaires par exemple. Cette uniformité relative persiste lorsqu'on envisage les végétaux fossiles en même temps que les vivants : on peut dire en effet que l'immense majorité des groupes fossiles aujourd'hui connus ont encore des représentants à l'époque actuelle. Nous trouvons seulement comme tout à fait spéciaux, les grands végétaux de l'époque primaire, intermédiaires à divers titres entre les Cryptogames et les Phanérogames : ce sont les Lépidodendrées, les Sigillariées, les Cordaïtes, etc. On conçoit dès lors que l'étude des flores anciennes soit beaucoup facilitée par la connaissance de la flore actuelle.

En second lieu, les végétaux se prêtent à la fossilisation beaucoup mieux que les animaux. La cellulose qui imprègne les membranes des cellules est extrêmement résistante aux agents destructeurs; elle permet mieux que le protoplasma animal la conservation, soit à l'état d'empreinte, soit par imprégnation par la silice ou d'autres matières minérales. Aussi, tandis que, à de rares exceptions près, les animaux ne sont représentés que par leurs parties dures (squelette, coquille, carapace chitineuse, polypier, etc.), ou, dans le cas contraire, par une empreinte reproduisant seulement la forme extérieure, à Solenhofen par exemple, les végétaux au contraire peuvent dans certains cas se rencontrer dans un état de conservation tel qu'il permette la description de tous les éléments anatomiques, qu'on peut décrire en coupe aussi bien que sur une plante vivante. On est même allé plus loin, et le *protoplasma* lui-même est parfois visible avec son noyau dans les cellules des plantes du Permo-carbonifère. C'est ainsi que M. Renault décrit le thalle cellulaire d'une algue du Boghead (1), les sporanges et les *zoospores* d'un champignon parasite des Lépidodendrées, et annonce un prochain mémoire sur le protoplasma, les noyaux et les vacuoles de quelques plantes de l'époque houillère. Il est clair que la Paléontologie animale est loin de pouvoir présenter encore de pareils résultats (2).

(1) Eg. Bertrand et B. Renault. *Pila bibractensis*. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun* 1892.

(2) Pour les procédés de fossilisation et la préparation des matériaux. Voir B. Renault, *les Plantes fossiles*, 1889.

Ier EMBRANCHEMENT. — THALLOPHYTES.

Plantes d'organisation inférieure, dépourvues de vaisseaux, où le corps unicellulaire ou bien formant un thalle, *ne présente jamais de véritables racines.*

1re Classe. — CHAMPIGNONS.

Thallophytes dépourvus de chlorophylle. Le thalle est continu ou cloisonné : dans ce cas il se dispose en filaments et ne forme jamais un véritable tissu.

Les champignons parasites des végétaux sont relativement communs à l'état fossile, mais leur étude n'est pas très avancée. On conçoit d'ailleurs que fréquemment des traces de champignons aient pu être signalées sans que la conservation soit suffisante pour permettre une description détaillée : c'est ainsi que souvent on trouve sur les feuilles fossiles des taches qu'on peut attribuer à des organismes parasites impossibles à déterminer.

Cependant dans certains cas, le thalle même des champignons a été conservé; il ne diffère guère en général de celui des formes actuelles. Ce sont en particulier des Basidiomycètes, Pyrénomycètes et Discomycètes.

Les *Lepidodendron* du Carbonifère ont fourni une assez riche moisson de parasites. Williamson et Worth. Smith, ont décrit sous le nom de *Peronosporites antiquarius* W. Sm. un thalle présentant des expansions vésiculaires qui se trouve dans le cylindre ligneux. Un autre champignon, *Protomycetes protogenes* W. Sm., habitait les racines. Des Chytridinées se rencontrent dans les graines silicifiées de Grand'Croix près Rive-de-Gier : (*Grilletia sphærospermi* Ren. et Bertr.). Une autre Chytridinée, *Ootrychium lepidodendri* Ren. (1) a été trouvée à un état de conservation remarquable par M. Renault dans le cylindre ligneux. Le protoplasma même est visible, et les sporanges placés à l'extrémité des filaments très grêles, laissent échapper des zoospores qui restent quelque temps en chapelet. Enfin, dans les macrospores de *Lepidodendron*, M. Renault a vu un mycelium qui porte des appareils de reproduction composés de deux spores supportés par un pédicelle : il s'agit manifestement de Téleutospores d'une Puccinie (*Teleutospora Milloti* Ren.). MM. Bu-

(1) Renault. *Bull. Soc. Hist. nat. d'Autun*, septembre 1893.

reau et Patouillard ont décrit une forme fossile d'Écidie, *Æ. Nerii* sur les feuilles d'un *Nerium* éocène (1). Enfin Unger a dénommé *Nyctomyces* des champignons qui se trouvent fréquemment dans les tiges ligneuses de l'époque tertiaire.

2e Classe. — ALGUES.

Thallophytes pourvus de chlorophylle en général.

1er Ordre. — CYANOPHYCÉES.

Algues dépourvues de noyaux et de leucites, où la chlorophylle peut être colorée de diverse façon (en bleu par exemple) ou manquer (Bactériacées).

Les Bactériacées, que les botanistes placent parmi les Cyanophycées à cause des transitions qui les relient aux Nostocacées, ne sont pas inconnues à l'état fossile, malgré leur extrême petitesse. M. Van Tieghem a montré que les végétaux de l'époque houillère étaient attaqués par le *Bacillus amylobacter* ou une espèce analogue, ce qui semble bien vraisemblable *a priori*; mais de plus il a pu découvrir les bacilles eux-mêmes à l'état silicifié.

2e Ordre. — CHLOROPHYCÉES (*ALGUES VERTES*).

Algues vertes, d'eau douce pour la plupart, à structure cloisonnée ou continue, pourvues de noyau.

1re famille. — Siphonées.

Les Siphonées sont des Algues vertes à structure continue : leur thalle n'est pas divisé en cellules distinctes par des cloisons de cellulose. Il se compose d'un tube abondamment ramifié, dont les branches se disposent de façons très variables d'une espèce à l'autre, et produisent par leur juxtaposition des organismes compliqués, parfois de grande taille, et de forme très variée.

Parfois la paroi cellulosique du thalle s'incruste de calcaire, et l'Algue présente une grande résistance : elle peut alors se conserver par la fossilisation. Mais comme souvent la calcification ne s'opère pas d'une manière continue et homogène tout le long du tube protoplasmique, les restes fossiles ne représentent que rarement le thalle dans son ensemble. Ils sont alors disso-

(1) Bureau et Patouillard. Flore éocène du bois Goult. *Bull. Soc. nat. de l'Ouest*, III, 1893.

ciés en articles isolés dont la signification morphologique est connue depuis peu de temps. On les prenait auparavant pour des Foraminifères, des Bryozoaires ou des Polypiers. L'attribution aux Siphonées, par comparaison avec les formes vivantes, des types que nous allons décrire, est due en grande partie à M. Munier-Chalmas (1).

L'une des formes les plus simples est *Diplopora* Gümb., qui par son agglomération forme des roches entières dans le Trias (Muschelkalk et Keuper inférieur des Alpes). La partie calcifiée, conservée, du thalle, est un long tube cylindrique, dont le canal central est très large. De ce canal partent de nombreux tubes disposés en verticilles, et traversant obliquement la paroi calcaire. Par là s'engageaient des branches protoplasmiques qui probablement, au moins dans certains cas, pouvaient se terminer au dehors par des sporanges. *Gyroporella* Gümb. du Keuper supérieur, surtout en Lombardie, a la même structure, mais les tubes latéraux ne s'ouvrent pas à l'extérieur.

Chez *Neomeris* Harv., genre actuel, et *Haploporella* Gümb. qui semble lui être identique, le thalle est encore un long tube protoplasmique, d'où partent latéralement de petites branches en verticille; celles-ci se divisent brusquement en trois rameaux situés dans le plan passant par l'axe. La branche du milieu se termine immédiatement par un sporange. La calcification est peu avancée, et englobe seulement la partie superficielle du thalle; par suite ordinairement à l'état fossile on ne rencontre que de petits fragments de paroi calcaire, creusées de cavités sphériques qui sont les sporanges.

Cymopolia Lk. est une forme vivante qui permet de comprendre la structure des *Polytrypa* de l'Eocène parisien. Le thalle se dichotomise plusieurs fois; la calcification, qui se produit suivant un tube le long du thalle, est interrompue ou diminuée régulièrement suivant des anneaux, de sorte que le squelette calcaire se compose d'articles cylindriques, séparés par des constrictions où le calcaire est aminci ou nul. A l'extrémité de chaque branche se trouve un pinceau de tubes protoplasmiques. Les articles sont perforés par des canaux très régulièrement disposés en verticille. Chacun d'eux se termine par un sporange logé en dedans de la zône calcifiée; mais auparavant il produit un verticille de 4 à 6 petites branches qui se terminent au dehors par des vésicules semblables aux sporanges, mais stériles. Quand les parties molles ont disparu, on

(1) Munier-Chalmas, *C. R. Acad. Sc.* 1877. — *Bull. Soc. géol. fr.* 3e série, VII.

voit le test calcaire perforé par les canaux disposés en verticille dont chacun se termine en cul-de-sac, avec des ramifications annulaires qui traversent toute la paroi calcaire.

Uteria Mich. (Sables de Cuise) est une forme éteinte curieuse qui s'explique facilement par la connaissance des formes précédentes. Ici les articles calcaires sont séparés nettement par des parties molles et ne se rencontrent qu'isolés. Chacun d'eux a la forme d'un tore un peu aplati : il présente par conséquent un canal axial, qui correspond au tube protoplasmique principal, et un canal annulaire, entouré de toutes parts par le calcaire, qui à l'état vivant devait être rempli par la cellulose et les prolongements latéraux du tube axial. Ces derniers passent par des perforations des parois calcaires : ces perforations sont disposées suivant 2 verticilles pour la paroi interne (ou axiale) du tube annulaire : elles sont, au contraire, suivant 4 verticilles par la paroi externe, ce qui prouve que les tubes protoplasmiques se bifurquaient le long de leur trajet.

Ce genre (Tertiaire, actuel) comprend une partie des *Dactylopora* Carp. fossiles. *Polytrypa* M. Ch. (*P. elongatus* Defr., Lutétien) en est un sous-genre.

D'autres formes, que nous ne pouvons décrire ici, présentent une disposition encore plus compliquée. Tels sont *Zittelina, Terquemella, Bornetella, Thyrsoporella* M.-Ch.

Un autre type, très différent par son port des précédents, est le genre *Sphærocodium* Rothpl. du Trias de Saint-Cassian et de Raibl. Le thalle, sphéroïdal. variant de 1 millimètre à 2 centimètres de diamètre, est composé de filaments dichotomes qui s'entrelacent autour d'un filament axial. Un grand nombre de ces tubes se terminent par des vésicules allongées à l'intérieur de la masse. Ceux qui arrivent jusqu'à l'extérieur se terminent par des cavités arrondies correspondant aux sporanges. Ce genre est rapproché des *Codium* actuels.

Le thalle d'*Acetabularia* se différencie en une tige, fixée au sol par des rhizoïdes ramifiés, et une sorte de chapeau formé de lames rayonnantes soudées. C'est à ce type que sont rapportés les genres *Acicularia* M. Ch., *Briardina* et *Orioporella* M. Ch., qui se présentent sous forme de corps coniques ou en forme de pyramide, sans canal central : chacun d'eux correspond à l'un des rayons du chapeau des *Acicularia*, et est creusé sur les côtés de cavités représentant les sporanges.

Penicillus Lk. est une Siphonée actuelle ramifiée dichotomiquement : la portion supérieure de la plante ne présente qu'une calcification superficielle qui produit des articles ovoïdes ou

cylindriques, séparées par des constrictions non calcifiées. Le calcaire est creusé de cavités plus ou moins anfractueuses, peu régulières, et il ne part des tubes axiaux aucun prolongement latéral (Solms-Laubach). C'est près de cette forme actuelle que se place, d'après M. Munier-Chalmas, le genre *Ovulites* Lk., très commun dans l'Éocène parisien, où il se présente sous la forme d'articles isolés, ovoïdes, percés d'un large pore à chaque pôle. Parfois un des pôles présente deux pores, et il est clair qu'il s'agit alors d'un point de dichotomie. La surface est ornée d'aréoles polygonales au centre desquelles s'ouvre un pore. Ce fait indique l'existence de tubes protoplasmiques latéraux, ce qui d'après M. de Solms-Laubach rapprocherait *Ovulites* plutôt du groupe des *Cymopolia* que de celui des *Penicillus*. En tous cas, son attribution aux Siphonées n'est pas douteuse.

2e FAMILLE. — CHARACÉES.

Les Characées représentent un type très spécial d'Algues vertes, qui a évolué très anciennement et est resté remarquablement fixé. Elles sont beaucoup plus élevées que les Algues proprement dites et se rapprochent par beaucoup de points des Cryptogames vasculaires. Le thalle est rarement conservé à l'état fossile, et l'on rencontre surtout les oogones, dont la paroi s'imprègne de silice. Ce sont des corps sphériques ou ovales, composés de cinq tubes enroulés en spirale qui entourent l'oosphère. Ces productions se rencontrent peut-être dès le Muschelkalk (en Russie), on les cite dans le Bajocien, l'Oxfordien, le Wealdien, le Néocomien (canton de Fribourg). Elles deviennent extrêmement communes à partir de l'Éocène et permettent de caractériser à première vue le facies d'eau douce. La couronne cellulaire, non calcifiée, qui surmonte les oogones, n'étant pas conservée à l'état fossile, il est impossible de distinguer les fructifications des genres *Chara* ou *Nitella*. On les réunit toutes sous l'appellation générique de *Chara*.

Genre *Pila* Ren. et Bert. (*incertæ sedis*). — MM. Renault et Bertrand (1), ont décrit sous le nom de *Pila bibractensis* une Algue qui joue un grand rôle dans la formation du Boghead des environs d'Autun ; on la trouve en quantité telle qu'elle forme les 755 millièmes de la masse totale. Ce sont des corps en forme d'ellipsoïde, de $0^{mm},2$ de longueur en moyenne.

Ils sont composés de cellules de même nature, associées sans interposition de matière gélatineuse : les cellules externes, plus grandes, en forme de pyramides, sont disposées radialement.

(1) Eg. Bertrand et B. Renault. *Pila bibractensis* et le Boghead d'Autun. *Bull. Soc. Hist. nat. d'Autun*, 1892.

Dans les échantillons où a pénétré la silice, on retrouve le protoplasme homogène et le noyau parfaitement net : il n'existe aucun corps qu'on puisse comparer à des chromatophores, à des pyrénoïdes ou à des grains d'amidon, ou à des organes reproducteurs

Le thalle se reproduisait par dissociation. *Pila* était très probablement une Algue inférieure que MM. Renault et Bertrand rapportent aux *Pleurococcacées* ou aux *Chroococcacées*, c'est-à-dire à des Cyanophycées. Seulement les Cyanophycées sont toujours dépourvues de noyau, tandis que les noyaux sont justement bien visibles chez *Pila*. Il n'existe aucune forme vivante à laquelle ce genre puisse se rattacher, et nous le plaçons ici *sous toutes réserves*, à la suite des Algues vertes qui contiennent d'ailleurs aussi des formes très inférieures.

3e Ordre. — PHÉOPHYCÉES (*ALGUES BRUNES*).

Grâce à leur enveloppe siliceuse les DIATOMÉES se fossilisent avec une très grande facilité. Les plus anciennes que l'on connaisse datent du Houiller, mais rien ne prouve qu'elle n'ont pas existé antérieurement, car elles n'ont été cherchées que très rarement. Les Diatomées dans certains dépôts d'eau douce ou marins se rencontrent en quantité prodigieuse et peuvent même former la roche entière qui prend alors le nom de *Tripoli*. C'est une poussière siliceuse d'une très grande homogénéité, et qui sert à cause de sa dureté et à cause de sa finesse au polissage des métaux et la fabrication de la dynamite. Les dépôts les plus connus de Diatomées sont ceux de Berlin et de Kœnigsberg, de Sicile, d'Oran, de Randan en Auvergne, etc. Le groupe des Diatomées se fait remarquer par la constance extrême des types qui le composent : les formes du Houiller offrent déjà une telle analogie avec les formes vivantes que huit espèces même sont communes, telles sont *Fragillaria harrisoni* Sm. et *Diatoma vulgare* Bory, très abondantes actuellement.

Quelques PHÉOSPORÉES paraissent représentées à l'état fossile : tels sont *Laminarites* dans l'Infralias et *Itiera* dans le Jurassique. On peut citer comme FUCACÉES à peu près certaines, les genres *Cystoseira* Ag., dans le Tertiaire, particulièrement à Radoboj ; *Sargassum* Ag. dans l'Éocène de Monte-Bolca, *Hormosira* Harv. dans le Flysch, *Himanthalia* Lyngb., dans l'Oligocène d'Alsace.

4e Ordre. — FLORIDÉES (*ALGUES ROUGES*).

Un grand nombre de Floridées, appartenant pour la plupart à la famille des CRYPTONÉMIÉES, ont les parois de leurs cellules fortement incrustées de calcaire. Les plus importantes sont les *Lithothamnium* Philippi (*Nullipora* Lk.) qui sont très abondants à

diverses époques dans certaines localités : Calcaire pisolithique des environs de Paris, Éocène inférieure de l'Ariège, Nummulitique des Alpes suisses, Leitha-Kalk, etc. Ce genre est connu avec certitude depuis le Rauracien, et encore très répandu actuellement. Le thalle massif, homogène, est d'une très grande dureté. Il présente alors souvent des ramifications ou des expansions qui le font ressembler vaguement à des coraux, mais plutôt à des Bryozoaires : comme l'accroissement se fait par des assises superposées comme chez divers Bryozoaires, il est parfois difficile de le distinguer de ces derniers, même par un examen microscopique portant sur une section transversale. Mais l'examen de la surface, si elle est bien conservée, permet de faire facilement la distinction : les sporanges en effet échappent à la calcification, et ils laissent dans le calcaire de petites cavités ovoïdes au fond desquelles est un petit pédoncule. Les *Lithothamnium* du Crétacé et de l'Éocène diffèrent des formes actuelles : dans les premières les tétrasporanges sont disséminés les uns à côté des autres, et forment une assise continue. Par suite de l'accroissement de la plante, chaque assise fertile est recouverte par des assises concentriques de tissu stérile. Dans les formes actuelles au contraire, les tétrasporanges sont réunis par groupes bien délimités dans des cavités formées par du tissu stérile.

D'autres Floridées, semblables aux genres vivants, se rencontrent surtout dans le tertiaire, par exemple *Delesseria* Lamx., *Halymenidium* Sch., *Sphærococcus* Ag., dans l'Éocène supérieur de Monte Bolca. Les Corallines sont assez abondantes depuis le Jurassique.

Empreintes diverses qui ont été considérées comme des Algues.

Nous ne pouvons passer sous silence des productions en nombre assez considérable, qui, à tort ou à raison, ont été considérées comme des Algues et qui ont soulevé des discussions qui sont loin d'être terminées. Ces empreintes sont extrêmement répandues depuis le Cambrien jusqu'au Tertiaire inclusivement, et sont si abondantes dans certains dépôts qu'elles servent parfois à les désigner : c'est ce qui a lieu, par exemple, pour les Grès à *Bilobites* et les Grès à *Eophyton* du Cambrien, pour les Schistes à Fucoïdes du Flysch dans l'Eocène supérieur de Suisse, etc. Ces débris ont de plus cet intérêt que, si leur nature végétale était prouvée, ce seraient de beaucoup les plantes les plus anciennes, puisqu'on les trouve dès le Cambrien, et que les autres végétaux n'apparaissent que dans le Silurien supérieur. Or comme ces plantes seraient précisément des Algues, et même des Algues inférieures, l'évolution des végétaux s'expliquerait avec une grande facilité. Malheureusement cette opinion perd chaque jour du terrain. Elle est encore soutenue avec vivacité, principalement par M. de Saporta et par Delgado

et combattue principalement par Nathorst qui, employant la méthode expérimentale, a réalisé artificiellement des productions ressemblant exactement à la plupart des empreintes en question. La discussion est encore loin d'être close, mais la plupart des Paléontologistes et des Botanistes semblent se ranger aujourd'hui à l'opinion de Nathorst, du moins pour la majorité des cas.

Suivant le savant paléontologiste Suédois, la présence d'une couche charbonneuse est nécessaire pour qu'on soit en droit d'attribuer une empreinte à la classe des Algues. C'est là une exagération, comme le fait remarquer M. de Solms-Laubach, car un très grand nombre des fossiles végétaux indiscutables, autres que les Algues, sont connus seulement par des empreintes sans couche charbonneuse ; c'est ce qui arrive notamment quand la roche est poreuse. D'ailleurs fréquemment il importe peu de savoir si une empreinte représente bien une Algue puisqu'on ne saurait à quel groupe d'Algues l'attribuer.

En fait d'organismes discutés que les auteurs récents paraissent devoir laisser dans les Algues, nous pouvons citer les suivants : *Halymenites Arnaudi* Sap., sur lequel est fixé un Bryozoaire (*Membranipora*) (Saporta) ; *Nematophyton* du Dévonien, forme analogue aux Laminaires, dont on connaît le tissu silicifié (Penhallow), les genres *Cystoseirites* de Radoboj, *Phycocordella* (Matthew) etc. Voici maintenant comment on interprète les autres empreintes ; nous nous bornerons aux plus connues qui jouent un certain rôle en Géologie :

1° Dépôt de matières minérales en dissolution : *Zonarites multifidus* Brgt.

2° Compression mécanique : *Oldhamia radiata* commun dans le Cambrien. Cette empreinte a été trouvée récemment en Irlande dans un terrain éruptif, ce qui exclut formellement toute origine organique (O'Reilly).

3° Sillons creusés par le ruissellement des eaux. Ces empreintes sont finement ramifiées et rappellent à s'y méprendre de nombreuses Algues. Williamson a fait des moulages en plâtre de semblables empreintes produites actuellement au bord de la mer et reproduit exactement l'aspect de certaines Algues marines. Il rapporte à ce phénomène les apparences connues sous le nom de *Halymenites*, *Delesserites*, *Laminarites*, *Caulerpites*. Dawson y ajoute *Dendrophycus*, *Vexillum*, *Aristophycus*, *Tricophycus*.

4° Lorsque l'argile se dessèche, elle produit des fissures anastomosées en réseau. Ces fissures peuvent être ensuite comblées par l'apport de nouveaux materiaux. A ce type se rapporte *Dictyolithes Becki* Hall du Silurien supérieur de New-York (Nathorst).

5° Nathorst, en produisant un tourbillon sur du sable fin, a reproduit des apparences semblables aux *Alectorurulées*, celles de ces empreintes dont M. de Saporta pense avoir le plus nettement établi l'origine organique. D'autres Alectoruridées seraient dues aux remous des vagues sous un fond très meuble. Mais d'autre part, il existe des Alectoruridés où l'empreinte est en double creux avec un noyau solide, ce qui remet tout en question (Solms-Laubach).

6° Les racines de plantes peuvent produire des tubes ramifiés, auxquels il faudrait rapporter quelques *Zonarites*, *Protichnites* et *Sphærococcites* (Issel). Ce sont des empreintes rubanées, présentant parfois de grandes dimensions à bords très exactement parallèles, avec un sillon médian aussi parallèle aux deux bords. Entre ces lignes sont des sillons obliques, symétriques par rapport à la ligne médiane. On les trouve toujours imprimés en creux dans la couche inferieure, et en relief dans le dépôt qui a succédé. Nathorst a réalisé, en faisant ramper un Crustacé, des empreintes tellement semblables aux *Crossochorda* qu'on trouve dans le Jurassique et le Tertiaire, que M. de Saporta lui-même renonce à maintenir ce genre parmi les Algues. On peut admettre que la plupart de ces empreintes ont été produites par des Crustacés à abdomen saillant, (ce qui produit le sillon médian) et muni d'une carapace recourbée sur les côtés et en arrière, ce qui produit les

sillons latéraux et transversaux. Cependant (Dawson), dans plusieurs cas, on peut aussi attribuer les empreintes à des traces de Gastéropodes (*Helminthoidea* Squïnabol). Nous avons déjà examiné cette question à propos des Vers (voir p. 442 et fig. 230) ;

7° *Eophyton* Torrell est une production très répandue dans le Cambrien, en Suède et dans l'Orne ; on la retrouve aussi dans le Silurien et le Dévonien. Elle apparaît sous forme d'impressions rubanées, et de largeur très variable, déchiquetées, marquées de stries longitudinales exactement parallèles. Ces empreintes se croisent et se recouvrent fréquemment. M. de Saporta et Delgado considèrent *Eophyton* comme constitué par des débris d'Algues dilacérés et dispersés : Nathorst en a réalisé tous les aspects connus en promenant sur un fond vaseux des Algues, des animaux, par exemple des Méduses, ou des corps quelconques un peu anfractueux. Il est donc nettement prouvé que les *Eophyton* ne sont que des empreintes mécaniques d'animaux ayant nagé près du fond, ou de corps balayés par les vagues.

8° Les *Bilobites* ne sont pas moins répandus. On en a décrit de nombreuses formes sous les noms de *Cruziana*, *Rusophycus*, *Arthrophycus*.

9° Des animaux fouisseurs peuvent creuser des galeries qui se remplissent plus ou moins de la roche environnante ; tels sont les *Scolithus* (Dawson), les *Chondrites* (Nathorst). M. de Saporta ayant objecté qu'on ne comprend guère comment des Vers, par exemple, pouvaient creuser des galeries *ramifiées*, comme le sont les *Chondrites*, M. Zeiller rapporte que des galeries ramifiées, creusées par des Courtillières dans l'argile, ressemblent tout à fait aux *Chondrites* et aux *Bythotrephis*.

10° Enfin, pour Solms-Laubach, les *Gyrolithes* ne seraient que des excréments terreux d'animaux, comme on en rencontre constamment, produits par les Vers, sur le bord de la mer ou sur la terre humide.

La classe des LICHENS n'est représentée à l'état fossile que par des formes trouvées dans l'ambre.

Les données acquises sur les Thallophytes fossiles sont trop vagues pour que nous ayons jugé utile de les résumer dans un tableau. La même remarque s'applique aussi aux Muscinées.

IIe EMBRANCHEMENT. — MUSCINÉES.

Plantes dépourvues de vaisseaux, sans racines, se développant avec alternance de générations : la génération asexuée consiste seulement en un sporogone qui se développe sur la plante-mère, et produit les spores.

Hépatiques. — On ne connaît à l'état fossile comme *Hépatiques à thalle* que trois *Marchantia*, dont deux de l'Eocène de Sézanne et une du Miocène de Marseille. Les *Jungermanniées* sont représentées dans l'ambre.

Mousses. — MM. Renault et Zeiller (1) ont décrit comme Mousses des restes analogues à des Polytrics trouvés dans le Carbonifère de Commentry (*Muscites carbonarius*). L'existence des Mousses à l'époque Liasique est déduite par Heer de la présence d'un Coléoptère, le g. *Birrhus*, qui ne vit actuellement que dans la mousse.

Les *Mousses* fossiles les plus nombreuses proviennent de l'ambre. Beaucoup sont analogues aux formes vivant actuellement dans la région tem-

(1) C. R. *Acad. sc.* 1885.

pérée (*Phascum*, *Dicranum*, etc.). Des traces de Mousses voisines de *Weisia* et de *Trichostomum* sont trouvées dans les Schistes oligocènes d'Aix. Les mousses qui ont formé la tourbe dans la période quaternaire sont difficilement déterminables.

IIIᵉ EMBRANCHEMENT. — CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

Corps végétatif divisé en tiges, racines et feuilles. Il existe des productions libéro-ligneuses. Le développement se fait avec alternance de générations : la forme sexuée est un prothalle peu développé ; c'est au contraire la génération asexuée qui forme le corps végétatif proprement dit. Pas de fleurs.

1re Classe — FILICINÉES.

Tige à ramification latérale peu abondante, ou non ramifiée. Sporanges nombreux, portés sur la face inférieure des feuilles.

1er Ordre. — FOUGÈRES (*FILICINÉES ISOSPORÉES*).

Spores d'une seule sorte, produisant des prothalles monoïques, qui se développent librement au dehors de la plante mère.

Les diverses parties qui composent le corps des Fougères se rencontrent ordinairement isolées à l'état fossile : les feuilles sont rarement attachées aux tiges, et tout semble indiquer qu'elles tombaient périodiquement comme cela a lieu pour une grande partie des Fougères actuelles. D'autre part, les feuilles fertiles, qui portent les sporanges à leur face inférieure, sont beaucoup plus rares que les feuilles stériles, et souvent fort différentes d'aspect, par suite de la réduction du parenchyme. Il résulte de là de grandes difficultés pour arriver à homologuer les espèces créées séparément pour les tiges, les feuilles stériles et les feuilles fertiles. Brongniart avait fondé pour les Fougères fossiles une double classification, l'une se rapportant aux tiges, décrites pour la plupart sous le nom générique de *Psaronius*, l'autre relative aux feuilles; celle-ci, la plus importante, était fondée sur le mode de nervation des folioles ou *pinnules*. Or l'étude des Fougères vivantes a montré que le mode de nervation était un caractère secondaire, et que la meilleure classification qu'on puisse suivre actuellement est fondée sur l'origine et la conformation des sporanges. On s'est appliqué dès lors à rechercher les

fructifications des Fougères fossiles (Göppert, Schenk, Grand' Eury, Zeiller, etc.), et à faire rentrer dans les familles actuelles toutes les formes qui doivent s'y rapporter, quitte à créer des familles nouvelles pour les autres formes. Ce travail considérable d'homologation a conduit à séparer des anciens genres de Brongniart bien des formes, à nervations semblables, mais à sporanges constitués autrement. Il est loin d'être terminé, et bien des espèces, incomplètement connues, sont laissées provisoirement dans les familles des Pécoptéridées, Sphénoptéridées, Névroptéridées, etc.

La plus grande partie des Fougères paléozoïques ont leurs sporanges conformés, non pas comme la majorité des Fougères actuelles, mais au contraire comme le petit groupe des Marattiacées et des Ophioglossées. On réunit donc les familles éteintes avec les deux précédentes sous la réserve que le sous-ordre ainsi constitué (les *Eusporangiées*) comprend encore des espèces dont les sporanges sont inconnus et qui devront peut-être en être retirées.

1er SOUS-ORDRE. — LEPTOSPORANGIÉES.

Les sporanges sont formés chacun aux dépens d'une seule cellule épidermique et présentent constamment un groupe de cellules différenciées, disposées en calotte ou en anneau ; ces cellules sont conformées de telle sorte que leur dessiccation amène la rupture des parois du sporange et la déhiscence de ce dernier, de sorte que les spores sont mises en liberté. La disposition de cet anneau de déhiscence est le caractère principal qui sert à la classification des Fougères leptosporangiées actuelles.

1re FAMILLE. — HYMÉNOPHYLLÉES.

Anneau des sporanges disposé transversalement, produisant une déhiscence longitudinale. Les sporanges sont portés dans des sortes de cupules situées à l'extrémité des nervures sur le bord du limbe (fig. 867, A).

Les Hyménophyllées, par l'ensemble de leur organisation, sont les plus inférieures des Fougères. Elles sont de petite taille ; leur tige est rampante, très grêle et pourvue d'un seul faisceau, toujours entouré d'endoderme ; le limbe de leur feuille est extrêmement mince : son parenchyme est même composé souvent d'une seule assise de cellules. Ces Fougères sont probablement parmi les plus anciennes de la classe entière : *Hymenophyllum*

Sm. se trouve dans le Dévonien moyen de Wulberg (Sandberger), et reparaît dans le Houiller; *Triphyllopteris* Sch. du Culm des Vosges appartient probablement aussi à cette famille ainsi que beaucoup de formes déterminées comme *Sphenopteris* (*S. fertilis*).

2e FAMILLE — OSMONDÉES.

Anneau des sporanges incomplet, latéral, déterminant une déhiscence par deux valves. Les sporanges sont disséminés ou réunis par groupes le long des nervures des pinnules fertiles dont le limbe avorte plus ou moins complètement. Tige monostélique à moelle.

Dans le Houiller, quelques sporanges isolés, trouvés dans les dépôts silicifiés des environs d'Autun, semblent à M. Zeiller pouvoir être rapportés aux Osmondées. *Todea* apparaît dans le Jurassique supérieur, *Osmunda* L. dans le Crétacé supérieur. Les couches liasiques de Cracovie contiennent des plantes, déterminées antérieurement *Cladophlebis* Brgt., et qui sont soit des *Todea* soit des *Osmunda* (Raciborski, 1892).

3e FAMILLE. — CYATHÉACÉES.

Anneau oblique, presque vertical, déterminant une déhiscence transverse. Sporanges groupés en nombre indéterminé sur un axe plus ou moins saillant dans une sorte de cupule.

Ce groupe qui comprend des Fougères ordinairement arborescentes et limitées aux régions tropicales, date peut être du Calcaire carbonifère de Silésie où il est représenté par un genre qui serait d'après Stur, actuellement vivant dans l'île Juan Fernandez, *Thyrsopteris* Künze (*T. schistorum* Stur) qu'on retrouve aussi dans le Jurassique. De nombreux genres actuellement limités aux pays chauds se retrouvent en Europe, soit dans le Secondaire, soit dans le Tertiaire (*Alsophila Cyathea* Brgt, *Hemitelia*).

Le plus ancien type indiscutable date du Rhétien (*Laccopteris* Presl.) Les sporanges y sont groupés en cercle, imbriqués les uns sur les autres.

4e FAMILLE. — SCHIZÉACÉES.

Cellules épaissies du sporange disposées en rayon suivant une calotte déterminant une déhiscence longitudinale. Sporanges disposés isolément sur les lobes des folioles.

Des Schizéacées (déterminées comme *Pecopteris*) ont été trouvées dans le Lias de Cracovie. *Lygodium* Swartz date du Crétacé supérieur. MM. Renault et Zeiller rapportent à cette famille le genre *Senftenbergia* Corda (fig. 567, C, D) abondant dans le Carbonifère et caractérisé par le fait que la calotte apicale est formée de 3 zones superposées de cellules. Ce fait découvert par Corda, a été confirmé récemment par M. Renault. Stur au contraire, qui pense que les cellules en question sont plus petites

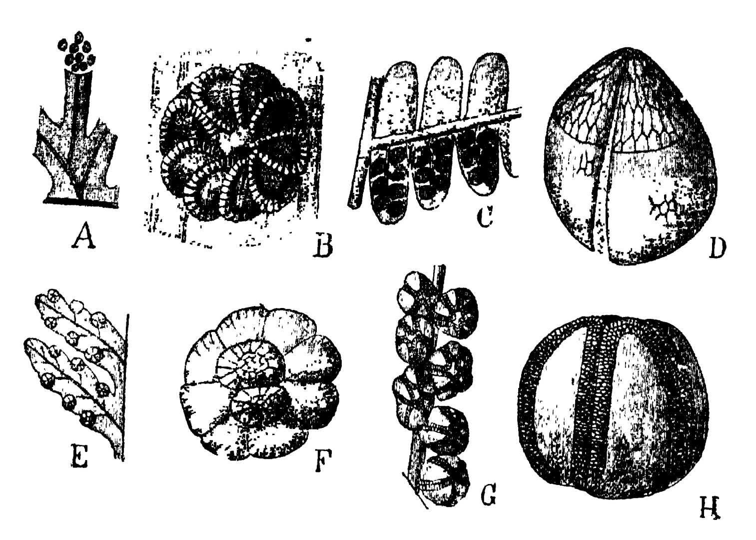


Fig. 567. — Fructifications de Leptosporangiées fossiles. — A, *Hymenophyllites delicatulus* Sternb. Houiller de Bully-Grenay (× 10). — B, *Laccopteris Münsteri* Schenk. Rhétien de Baireuth. Sore. — C, D, *Senftenbergia elegans* Corda. Houiller de Radnitz ; C, pinnules fertiles × 4,5 ; D, sporange, × 38. — E, F, *Oligocarpia formosa* Gutbier, Houiller de Bully-Grenay ; E, pinnules fertiles, × 5 : F, sore × 38. — G, H, *Grand'Eurya emarginata* Gutbier, Houiller moyen du Pas-de-Calais ; G, fragment d'une penne fertile, × 5, H, sore, × 35. (A, C, D, E, F, G, H, Zeiller ; B, Schenk).

que les autres, forme pour *Stenftenbergia* et le genre voisin *Hapalopteris* Stur une famille spéciale d'Eusporangiées.

5e FAMILLE. — GLEICHÉNIÉES.

Anneau complet, disposé obliquement. Sporanges sessiles groupés en petit nombre (3 à 6) à la face inférieure du limbe.

Oligocarpia Göpp. Houiller (fig. 567, E, F).

Gleichenia Sm. Jurassique moyen, très voisin des *Euglecheinia* actuels.

6e FAMILLE. — POLYPODIACÉES.

Anneau incomplet, vertical (dorsal), déterminant une déhiscence transversale. Sporanges pédicellés, en général groupés en *sores* nus ou protégés par des *indusies*, ou bien disséminés sur la face inférieure, ou sur les bords du limbe des feuilles fertiles.

Cette famille comprend le plus grand nombre des genres de Fougères actuelles. Elle n'est pas très abondante à l'état fossile.

Elle apparaît dans le Trias avec *Dictyophyllum* Lindl. et Hutt. Les formes à indusies se montrent dans le Jurassique moyen (*Asplenium*) et deviennent de plus en plus abondantes. Ce sont les plus élevées en organisation de toutes les Fougères; la petitesse des sporanges, leur multiplicité, la disposition verticale de l'anneau, favorisent au plus haut degré leur dissémination et elles ont pu prendre l'avantage sur tous les groupes préexistants.

7e FAMILLE. — BOTHRYOPTÉRIDÉES.

Les sporanges présentent latéralement une ou deux bandes élastiques, qui, au lieu d'être composées d'une seule file de cellules comme les anneaux des Fougères ordinaires, forment une lame d'une certaine largeur. Ces sporanges sont volumineux (1 à 2 mm.) et, par une exception unique dans la classe des Fougères, présentent dans un même sporange des macrospores triradiées et des microspores : celles-ci sont polyédriques, et présentent une division cellulaire bien indiquée (1).

Le pétiole, circulaire, contient un large faisceau libéro-ligneux, présentant en section la forme d'un H. La présence de stomates à la face supérieure de la feuille, et de poils cloisonnés à la face inférieure dénote un habitat aquatique.

Zygopteris Corda et *Grand'Eurya* Zeil présentent aux sporanges une lame de déhiscence latérale qui suit toute l'étendue des sporanges. Ceux-ci sont groupés en sores de manière que les lames élastiques se touchent (fig. 568). Ils diffèrent en ce que les sporanges sont très longs et pédialés chez *Zyzopteris* et plus courts et sessiles chez *Grand'Eurya*. Les feuilles stériles de *Grand'Eurya* ont été déterminées *Sphenopteris*.

Bothryopteris Ren. a une bande de déhiscence d'un seul côté du sporange.

(1) M. Renault convient cependant qu'on pourrait interpréter ces derniers éléments comme des macrospores arrêtées dans leur développement et stériles.

Dans les deux derniers genres, les fructifications sont portées par des frondes modifiées, dont le limbe avorte comme cela a lieu chez les Osmondes et les Ophioglossées.

Les Bothryoptéridées peuvent être considérées comme formant un groupe de transition entre les Fougères et les Hydroptéridées.

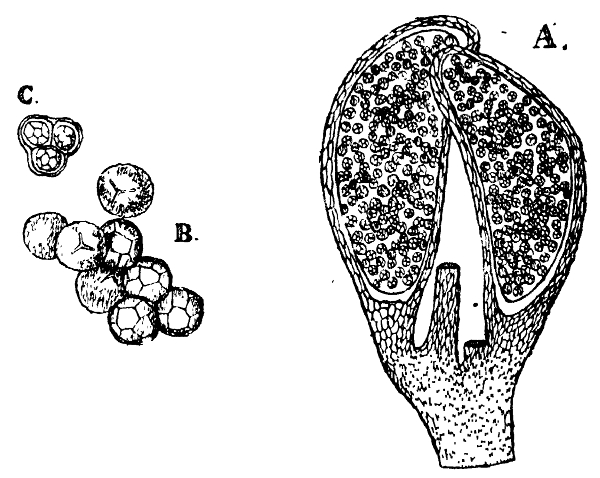


Fig. 568. — Fructifications de Bothryoptéridées. — A, sporanges de *Zygopteris Brongniarti* Ren. Elles renferment deux sortes de spores. — B, C, groupes de macrospores et de microspores (RENAULT).

Elles se rapprochent de ces dernières en particulier par le peu de développement des tiges, la forme des fructifications, et la grosseur des sporanges qui contiennent un très grand nombre de spores (Renault).

2e SOUS-ORDRE. — EUSPORANGIÉES.

Le sporange provient de plusieurs cellules épidermiques. Il est dépourvu d'anneau ou de calotte différenciée servant à la déhiscence.

Les Eusporangiées cèdent actuellement le pas aux Leptosporangiées et ne sont représentées que par deux petites familles, les *Marattiacées* et les *Ophioglossées*, plantes à tige courte, ne formant pas d'entre-nœuds, et en général non ramifiée. A l'époque houillère au contraire, les Eusporangiées étaient des plantes arborescentes, de grande taille, riches en formes variées.

Comme la nervation des pinnules joue encore un grand rôle

dans la classification, nous devons indiquer quels sont les types les plus fréquemment réalisés aux époque primaires et secondaires : ces types correspondent aux plus importants des genres de Brongniart (fig. 569).

1er Type *Tæniopteris*. Nervure primaire très forte; nervures secondaires très serrées, parallèles, simples ou dichotomes (A).

2e Type *Pecopteris*. Pinnules insérées par une large base,

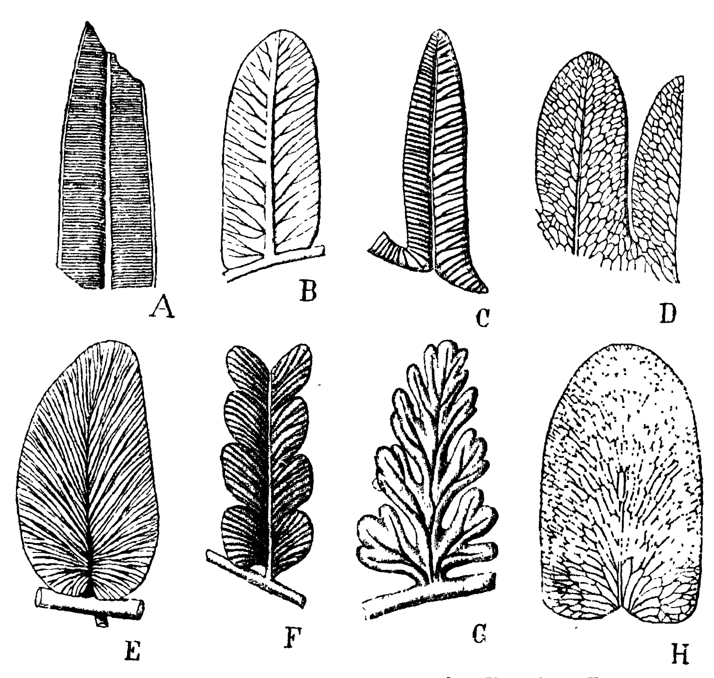


Fig. 569. — Principaux types de nervation des Fougères Eusporangiées. — A, *Tæniopteris augustodunensis* Sap. Rhétien inférieur. Environs d'Autun. — B, *Pecopteris polymorpha* Brgt. Houiller supérieur. — C, *Alethopteris Grandini* Brgt. Houiller supérieur. — D, *Lonchopteris Bricii* Brgt. Houiller supérieur. — E, *Nevropteris speciosa* Brgt. Houiller supérieur. — F, *Odontopteris osmondæformis* Schl. Houiller supérieur. — H, *Dictyopteris Brongniarti* Gut. Permien (Renault).

souvent confluentes, non lobées; bords entiers, ou bien denticulés ou crénelés. Nervure primaire atteignant l'extrémité de la pinnule; nervures secondaires pinnées, simples ou dichotomes, naissant toutes de la nervure primaire (B).

3e Type *Alethopteris*. Diffère du précédent en ce que des nervures secondaires partent du rachis *entre* les pinnules. Celles qui partent de la nervure primaire de la pinnule restent simples ou se dichotomisent dès la base (C).

4e Type *Lonchopteris*. Les nervures secondaires forment par leurs ramifications un réseau polygonal (D).

5e Type *Nevropteris*. Les pinnules ne sont soudées au rachis que par leur nervure principale, formant souvent pédicelle. Les nervures secondaires sont plusieurs fois bifurquées et arquées (E).

6e Type *Odontopteris*. Pinnules largement insérées, parcourues par des nervures semblables nombreuses, simples ou bifurquées, étalées en éventail (F).

7e Type *Sphenopteris*. Pinnules très découpées; nervure primaire peu différente des autres qui atteignent le sommet des lobes de la pinnule (G).

8e Type *Dictyopteris*. Comme *Nevropteris*, mais les ramifications des nervures s'anastomosent en réseau (H).

1re FAMILLE. — PÉCOPTÉRIDÉES.

Fougères arborescentes; pinnules subégales, entières ou dentées, attachées à la nervure par une large base. La nervure primaire de chaque pinnule s'étend jusqu'au sommet de cette dernière, et donne des nervures secondaires qui peuvent se bifurquer.

Tiges. — Les *tiges* des Pécoptéridées ont été décrites sous les noms de *Caulopteris* Lindl. et Hutt., *Megaphyton* Artis, *Psaronius* Cotta etc. M. Grand'Eury a montré qu'elles portaient les frondes des diverses espèces de *Pecopteris*. Les *Psaronius* sont les plus abondants, et on les trouve fréquemment à l'état silicifié (fig. 570). Ce sont des troncs de grandes dimensions, cylindriques, portant des cicatrices dues à l'insertion des pétioles. Ils sont toujours entourés par un lacis épais de racines adventives simples ou ramifiées, qui descendent dans le tissu cortical et forment ensuite une sorte de gaine le long du tronc. Ces racines montrent à leur centre un ensemble étoilé de faisceaux ligneux réunis au centre. Les faisceaux de la tige elle-même forment des bandes disposées en cercles concentriques ou bien repliées d'une manière compliquée. Ils peuvent être protégés par des zones de sclérenchyme.

Feuilles. — Les *feuilles* des Pécoptéridées sont des frondes de grandes dimensions, couronnant la tige comme chez les Fougères arborescentes actuelles. Elles sont en général plusieurs fois pinnées.

Sporanges. — On garde provisoirement le nom de *Pecopteris* Brgt, pour les formes dont les sporanges sont inconnus. Les

autres, classées d'après la disposition et la structure de ces organes, sont réparties dans divers genres dont voici les mieux caractérisés.

Au genre *Asterotheca* Presl., se rapportent les formes telles que *Pecopteris truncata* Germ., du Carbonifère, *P. Meriani* Heer du Trias où les sporanges sont groupés, en nombre variable (4 à 8), en formant une étoile autour d'une saillie de la feuille; ces étoiles se disposent en lignes de chaque côté de la nervure principale (fig. 572, A).

Les sporanges de *Scolecopteris* Stur (*Pecopteris elegans* Zenck., *P. polymorpha* Br.), sont réunis par groupes de 4 en deux séries; ils sont insérés sur un réceptacle dont la section a la forme d'une croix et qui peut s'allonger pour former un véritable



Fig. 570. — Coupe transversale de *Psaronius infarctus* Unger. Permien.

pédoncule. Les formes telles que *P. cyathea* font la transition entre les deux genres précédents.

Chez *Renaultia* Stur (non Gr. Eury) (*P. intermedia*), les sporanges groupés par 5, soudés par leur base au réceptacle, ont des appendices irrégulièrement ovoïdes, aigus; on y distingue un groupe de cellules apicales, indiquant la tendance à la constitution d'un anneau rudimentaire.

Enfin d'autres espèces ont les sporanges tout à fait analogues à ceux qu'on rencontre dans les Marattiacées proprement dites; ainsi *Marattiætheca* Gr. E. et *Danææthecа* Gr. E. sont semblables respectivement à *Marattia* et *Danæa*.

M. Grand-Eury a séparé des *Pecopteris* proprement dites, sous le nom de *Præpecopteris*, un certain nombre d'espèces caractérisées par leur tige *herbacée* et non plus arborescente. Les

fructifications sont aussi différentes des précédentes, et présen-



Fig. 571. — *Pecopteris polymorpha* Brongn., Houiller supérieur, Autun : au centre, restauration très réduite. — A, fragment de penne tertiaire; B, pinnule ; C, sporanges groupés 4 par 4 à la face inférieure d'une pinnule ; D, coupe transversale d'une pinnule fertile montrant les sporanges allongés ; E, fragment de la même, montrant deux sporanges réunis par un pédicelle ; F, coupe transversale d'un groupe de sporanges (Renault).

tent une zone mécanique en forme de calotte rappelant celle des Schizéacées. Ces formes ont apparu avant les *Pecopteris*

arborescentes dans le Houiller inférieur. Ex. : *P. dentata* Br. Une espèce curieuse du Houiller de Grand-Croix (*P. intermedia* Ren.) présente la disposition des *Asterotheca* quant au groupe-

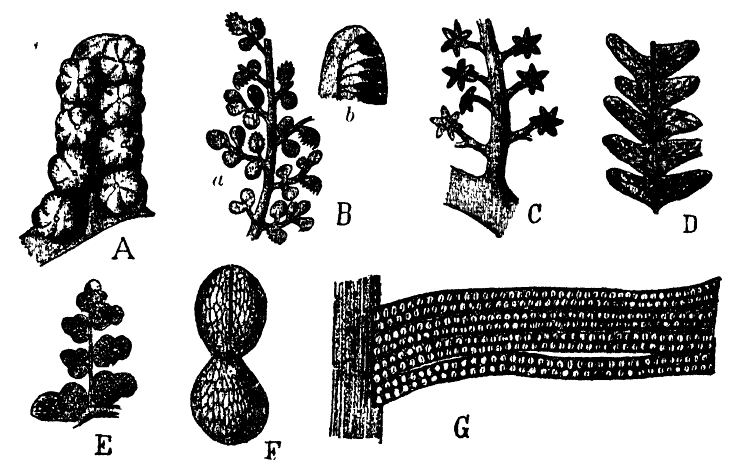


Fig. 572. — Fructifications des Eusporangiées fossiles. — A, *Asterotheca Sternbergi* Stur, pinnule fertile. — B, *Crossotheca Crepini* Zeill. Houiller de Lens ; *a*, penne fertile (gr. nat.) ; *b*, extrémité d'une pinnule montrant les sporanges (× 5). — C, *Calymnotheca asteroides* Lesq. Houiller inférieur, Dourges, Pas-de-Calais (× 2,5). — D, *Dactylotheca dentata* Brgt. Houiller moyen, Eschweiller. — E, F, *Myriotheca Desaillyi* Z. Houiller inférieur de Liévin ; E, penne fertile (× 3) ; F, sporanges (× 52). — G, *Danæopsis marantacea* Heer, Lettenkohle des environs de Bâle. Fragment de penne fertile (A, G, Schenk, B, C, D, E, F, Zeiller).

ment des sporanges, mais d'autre part ceux-ci ont la calotte différenciée qui caractérise les *Præpecopteris*.

2e FAMILLE. — ARCHÆOPTÉRIDÉES.

Fougères herbacées. Nervation des pinnules flabelliforme. Les pinnules fertiles perdent leurs limbes, et les sores sont portées directement par les nervures.

Archæopteris Daws. est l'une des plus anciennes Fougères connues : elle apparaît dans le Dévonien supérieur et disparaît dans le Culm. Les pinnules fertiles sont situées vers le milieu de la penne secondaire. Les sporanges sont disposés 3 par 3 sur des pédicelles.

Triphyllopteris Schimp. (Houiller supérieur), à pinnules trilobées, et *Cardiopteris* Schimp. (id.), à pinnules en forme de cœur, dont on ne connaît pas les fructifications, semblent appartenir à cette même famille.

3e FAMILLE. — SPHÉNOPTÉRIDÉES.

Fougères herbacées; pinnules très découpées, décroissant rapidement vers le sommet de la fronde. Dévonien, Carbonifère.

Les fructifications sont encore incomplètement connues, mais elles présentent des variations telles, que la famille, déterminée par la nervation des pinnules, est probablement hétérogène. Dans *Sphenopteris* Brgt., les sporanges sont dans des capsules à l'extrémité des nervures comme chez les Hyménophyllées

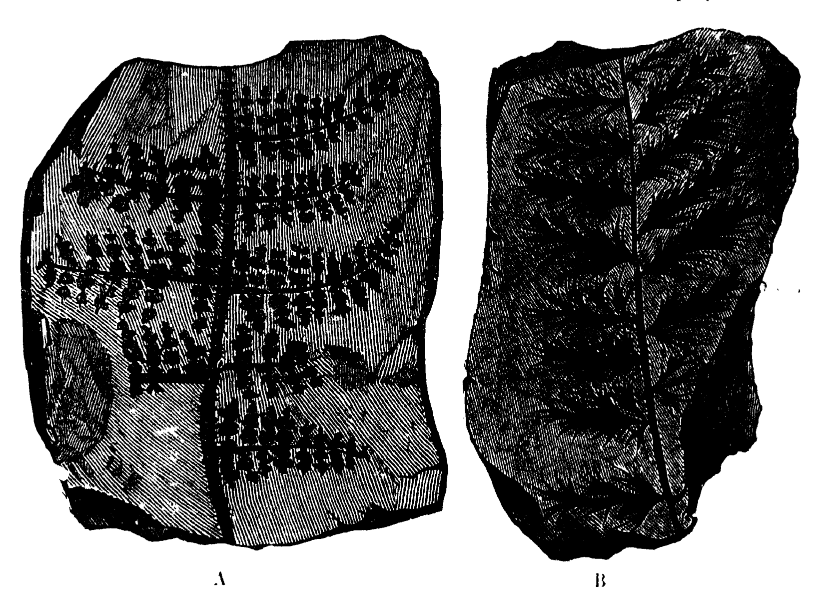


Fig. 573. — Feuilles des *Sphenopteris*. — A, *Sphenopteris Hœninghausi* Brgt. Houiller inférieur. — B, *S. acutiloba* Sternb. Houiller supérieur.

(*S. fertilis*); d'autres fois ils sont groupés à l'extrémité de pédicelles [*Calymmotheca* Zeil. (fig. 572,C)], et alors n'ont pas d'anneau de déhiscence. *Myriotheca* Zeil. (*Sph. Goldenbergi* Andr. (fig. 572, E,F), etc.) a des sores arrondies, comprenant un très grand nombre de sporanges (70-100) de petites dimensions.

4e FAMILLE. — TÆNIOPTÉRIDÉES.

Fronde généralement simple, rubanée, analogue à celle des Scolopendres actuelles, parfois cependant pinnée. Forte nervure médiane d'où partent les nervures secondaires très serrées.

Tæniopteris Brgt. apparaît au sommet du Houiller supérieur,

et devient très abondant dans le Jurassique. Ce genre et *Danæopsis* Heer. du Trias, ont probablement des fructifications de Marattiacées (Saporta).

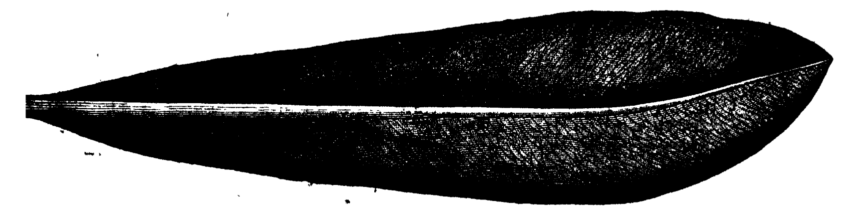


Fig. 574. — *Glossopteris indica*. Permien, couches de Damuda aux Indes (Medlicott et Blanford).

Glossopteris Sch. joue un rôle important dans le Permien et le Trias de l'Inde, de l'Australie et du Cap (fig. 574).

5e famille. — Névroptéridées.

Fougères herbacées, de grande taille, les frondes pouvant atteindre jusqu'à 10 mètres. Elles n'étaient pas portées sur des troncs arborescents, mais leurs pétioles étaient très développés et pouvaient atteindre 15 centimètres de diamètre. L'appareil reproducteur est mal connu. Il semble se rapprocher de celui des Marattiacées.



Fig. 575. — *Nevropteris flexuosa* Brgt. Houiller inférieur.

Nous avons décrit plus haut le mode de nervation des pinnules qui caractérise les principaux genres: *Nevropteris* Brgt. (fig. 569, E et fig. 575). *Dictyopteris* Brgt. dont les sporanges ressemblent à ceux des Marattiacées (fig. 569, H). *Alethopteris* Brgt. Houiller, Permien, Jurassique supérieur (fig. 569, C). *Lonchopteris* Brgt. Houiller moyen, Crétacé. *L. Mantelli* est très commun dans le Wealdien (fig. 569, D). *Odontopteris* Brgt. Carbonifère (fig. 569, F). *Callipteris* Brgt. est caractérisé par le fait que des pinnules s'insèrent directement sur le rachis principal de la penne; elles passent insensiblement à celles qui s'insèrent sur le rachis secondaire.

On décrit sous le nom de *Cyclopteris* des productions foliaires

orbiculaires ou mieux réniformes, à nervures étalées en éventail, et qu'on a cru longtemps appartenir à un genre spécial de Fougères. On sait maintenant qu'il s'agit seulement de stipules, qui étaient portés à la base des grandes frondes de

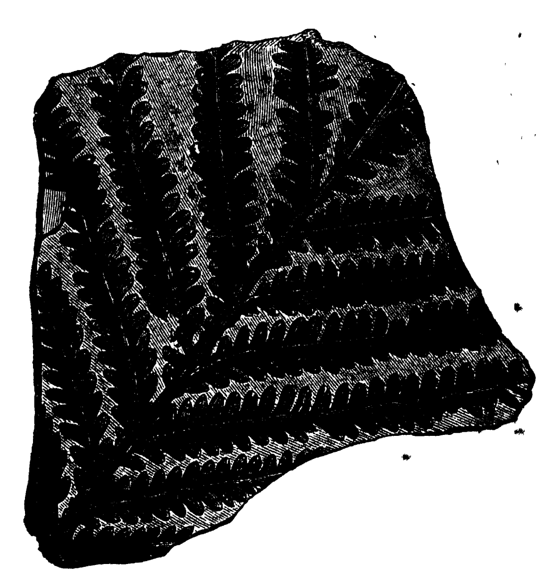


Fig. 576. — *Callipteris conferta* Brgt. Permien.

diverses Névroptéridées (*Odontopteris*, *Nevropteris*) auxquelles on les trouve parfois attachées. Cependant l'attribution spécifique des diverses *Cyclopteris* n'a pas toujours pu être réalisée.

6[e] FAMILLE. — MARATTIACÉES.

Nous laissons dans une même famille toutes les Eusporangiées vivantes (à l'exception des Ophioglossées) qui se réduisent à quatre genres. La tige est tuberculeuse, cachée en partie ou en totalité dans la terre, ou en rhizome rampant (*Kaulfussia*). Les frondes sont extrêmement développées, stipulées (sauf chez *Danæa*), palmées chez *Kaulfussia* et dans les autres genres.

Chez *Angiopteris* les sporanges sont libres, indépendants les unes des autres et groupés près du bout de la feuille.

Chez *Kaulfussia*, ils se soudent partiellement de manière à former un synangium pluriloculaire. La soudure s'accentue chez *Marattia*, et enfin chez *Danæa* Sm., le synangium s'étend tout le long de la nervure; les sporanges s'ouvrent par un pore.

Aux genres *Kaulfussia* et *Marattia* ne se rapportent actuelle-

ment aucune forme fossile. Les Angioptéridées sont représentées dans le Rhétien par *Angiopteridium* (*Tæniopteris*) *Munsteri* Göpp.; les Danæacées, par *Danæopsis marantacea* Heer du Keuper (fig. 572, G), et peut-être des *Danæites* Göpp du Carbonifère et du Lias (Stur).

7e FAMILLE. — OPHIOGLOSSÉES.

Les Ophioglossées sont des formes ordinairement de petite taille sauf les formes épiphytes, dont le prothalle est souterrain et ressemble à un petit tubercule. L'appareil végétatif est aussi caractérisé par l'existence de faisceaux *collatéraux*, tandis que les faisceaux sont concentriques ou bilatéraux chez les autres Fougères. Les sporanges diffèrent de ceux des autres Eusporangiées en ce qu'ils sont cachés dans l'épaisseur du tissu de la feuille. La faiblesse de leur appareil végétatif n'a guère permis leur conservation à l'état fossile. On leur attribue une forme du Trias supérieur (*Chiropteris Kurriana* Schimp.) et une forme du Wealdien d'Allemagne (*Hausmannia Dunkeri* Schimp.). *Ophioglossum* L. est peut-être représenté dans l'Éocène de Monte-Bolca.

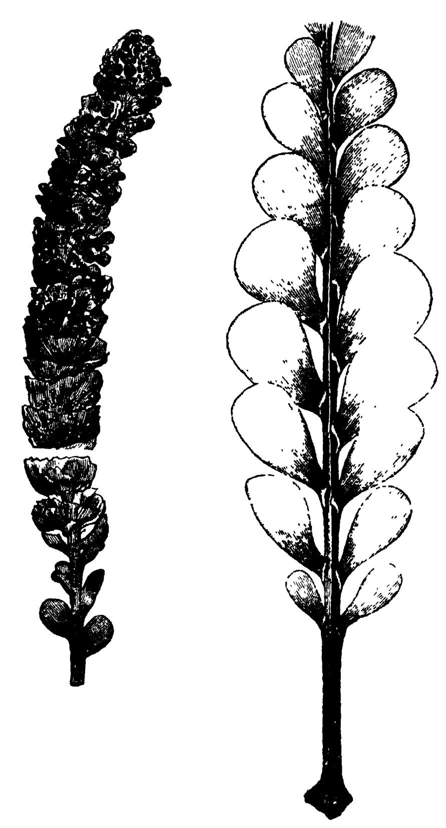


Fig. 577. — *Nœggerathia foliosa* Sternb. Culm d'Allemagne (STUR).

Stur rapporte également aux Ophioglossées les deux genres carbonifères *Rhacopteris* St. et *Nœggerathia* Sternb. (fig. 577), où la feuille porte, vers le bas, des folioles stériles, flabelliformes, et vers le haut les fructifications. Le pétiole se dichotomise plusieurs fois dans sa partie stérile chez *Rhacopteris* et reste simple

chez *Nœggerathia*. Cette dernière plante a été considérée longtemps comme une Zamiée; mais l'étude des organes reproducteurs a montré à Feistmantel qu'elle appartenait aux Filicinées : en effet, les sporanges, portés en grand nombre à la face inférieure des folioles fertiles, et dépourvus d'anneaux, contiennent de véritables spores.

2e Ordre. — HYDROPTÉRIDÉES (*FILICINÉES HÉTÉROSPORÉES*).

Sporanges de deux sortes, produisant des prothalles mâles ou femelles; ces derniers se développent à l'intérieur de la macrospore.

Les *Hydroptéridées* ou *Rhizocarpées* sont les plus élevées des Cryptogames vasculaires au point de vue de la complication de leur appareil reproducteur. Celui-ci se compose d'un *sporocarpe*, c'est-à-dire d'une enveloppe protectrice formée de folioles transformées qui constituent un organe complètement clos. Les sporanges mâles et femelles sont tantôt disposés dans des sporocarpes séparés (*Salvinia*) tantôt dans des loges distinctes d'un même sporocarpe (*Marsilia, Pilularia*).

L'appareil végétatif est au contraire très réduit par rapport à celui des Fougères . les Hydroptéridées sont en effet des plantes de petite taille, adaptées spécialement à la vie aquatique.

Les genres vivants *Salvinia* Mich., *Pilularia* et *Marsilia* L. sont connus dans le Tertiaire (à partir de l'Oligocène d'Aix). Une forme voisine des *Azolla* actuels, *Azollophyllum* Daws. a été trouvée récemment dans l'Oligocène de la Colombie anglaise (Dawson). Un seul genre plus ancien peut être rapporté aux Rhizocarpées, et encore avec doute, c'est le genre *Sagenopteris* Presl du Jurassique, qui disparaît dans le Crétacé inférieur. La fronde a 4 à 8 folioles sessiles, chacune présente une nervation analogue à celle des *Glossopteris* avec lesquels ce genre a été longtemps confondu. Nathorst a décrit sur des exemplaires du Rhétien de Scanie les organes de fructification fixés à la base du pétiole. Ces plantes étaient beaucoup plus grandes que les *Marsilia*, dont elles sont peut-être les formes ancestrales.

Appendice aux Filicinées. *Psilophyton* Daws. est l'une des plus anciennes plantes que l'on connaisse : il se rencontre depuis le Silurien inférieur jusqu'à la fin du Dévonien en Europe et en Amérique : il a été connu longtemps seulement par des tiges et sa constitution est restée énigmatique jusqu'aux travaux de Dawson.

Le rhizome, qui atteint de grandes dimensions, porte des branches dichotomosées, qui, quand elles sont jeunes, sont recourbées en crosse comme les pétioles des Fougères. Ces branches portent des feuilles très petites, serrées, disposées en spirale. Il n'y a qu'un faisceau central. Les fructifications sont des sporanges allongés, portés par paires sur des pédicelles. Dawson

les compare aux sporocarpes des Rhizocarpées et considère le genre comme intermédiaire entre les Lycopodiacées et les Rhizocarpées (?).

2e Classe. — ÉQUISÉTINÉES.

Racines et rameaux verticillés; feuilles de la tige principale et des rameaux verticillées. Sporanges naissant sur de petites feuilles, disposées en épi à l'extrémité des tiges fertiles. Leur membrane est formée d'une seule assise de cellules, et les spores naissent d'une seule cellule primordiale. Pas de formations secondaires.

1er Ordre. — ÉQUISÉTACÉES (*ÉQUISÉTINÉES ISOSPORÉES*).

Spores toutes semblables, produisant des prothalles ordinairement dioiques.

Cet ordre ne comprend qu'une seule famille, celle des ÉQUISÉTACÉES.

Les *Equisetum* L. actuels sont des plantes de petite taille, herbacées, mais leurs ancêtres mésozoïques pouvaient atteindre une taille gigantesque (par exemple *E. columnare* Brgt. du Jurassique). Ce genre a fait son apparition dans la houille (*Equisetum antiquum*). On a retrouvé à l'état fossile toutes les parties du corps chez divers *Equisetum*, rhizome, chapelets de tubercules souterrains, de forme ovoïde, racines, tiges feuillées, appareil reproducteur.

Fig. 578. — *Calamites Suckowi* Brgt. Houiller.

Les *Calamites* Brgt. sont très voisins des *Equisetum*. Ils en diffèrent par l'absence de gaines représentant les feuilles aux articulations des tiges aériennes ou souterraines. Quand on retrouve des débris fossiles formés du moule interne de la tige, comme ils ne montrent jamais trace des gaines foliaires dans les *Equisetum*, il est très difficile de savoir si le fossile appartient au genre *Equisetum* ou au genre *Calamites*. Les fructifications de *Calamites* appelées *Calamostachys* Sch. sont des épis grêles opposés l'un à l'autre, portés sur des rameaux articulés sans feuilles. Toutes les bractées sont fertiles. *Cala-*

mites est très répandu du Houiller inférieur au Permien. Il peut atteindre une taille considérable (10 mètres).

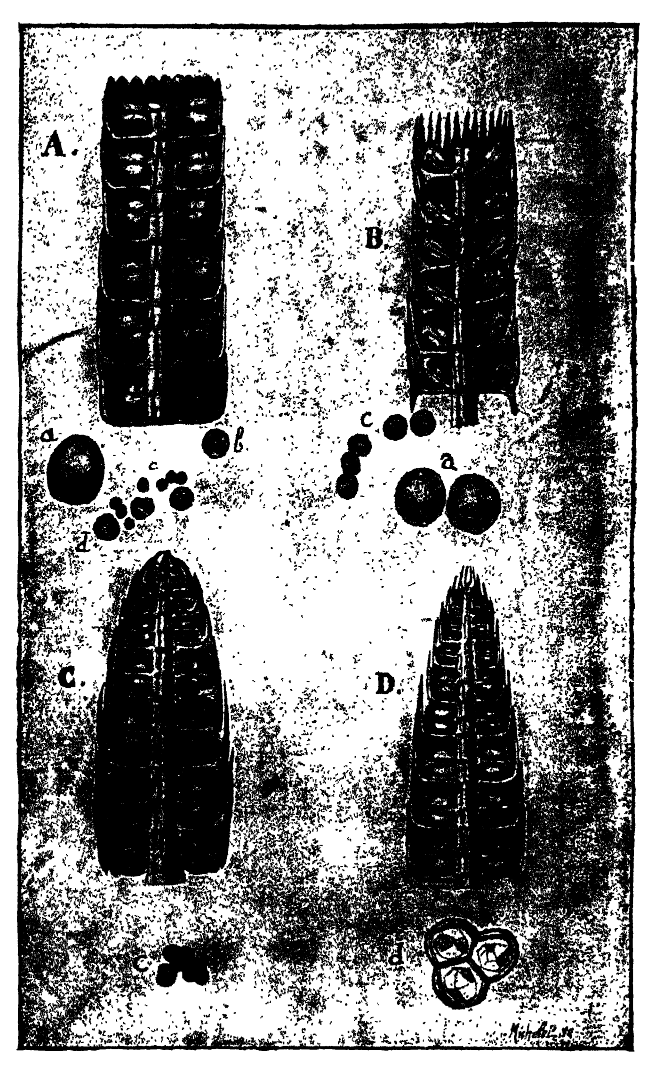


Fig. 579. — Comparaison des fructifications des Annulariées et des Calamodendrées. — A, *Annularia*; *a*, macrospore; *b*, *c*, *d*, microspores. — B, *Asterophyllites* (*Volkmannia*, *gracilis* Sternb.) *a*, macrospores ; *c*, microspores. — C, *Arthropitys*; *c*, microspores. — D, *Calamodendron*; *d*, microspores (Renault).

Phyllotheca Brgt. (Jurassique inférieur de l'Inde et de l'Australie et *Schizoneura* Schimp. (Trias), ressemblent beaucoup à

Equisetum par leur appareil végétatif; ils ont en effet des gaines représentant les feuilles. Ces gaines restent soudées chez *Phyllotheca*, mais chez *Schizoneura*, à un âge avancé, elles se fendent et s'isolent en produisant soit des verticilles, soit des couples de folioles opposés.

Phyllotheca est remarquable par le fait que les groupes de sporangiophores se répètent périodiquement dans les intervalles des verticilles foliés.

2e Ordre. — ANNULARIÉES (*ÉQUISÉTACÉES HÉTÉROSPORÉES*).

Spores de deux sortes, produisant les unes des prothalles mâles (microspores), les autres des prothalles femelles (macrospores).

Les macrospores sont seize fois plus volumineuses que les



Fig. 580. — *Asterophyllites equisetiformis* Schl. Houiller moyen et supérieur, Permien inférieur.

microspores; les macrosporanges sont portés sur les verticilles inférieurs, et les microsporanges sur les verticilles supérieurs de l'épi. Chaque bractée fertile porte 4 sporanges situés en dedans d'un écusson.

Annularia Brgt. (Dévonien-Permien) pouvait atteindre d'assez grandes dimensions (6-8 cent. de diamètre), mais présente toujours peu de résistance, car la moelle, très volumineuse, disparaît rapidement. Les feuilles, isolées dès la base, sont longues, aiguës

et verticillées, mais les rameaux sont opposés; les feuilles à l'aisselle desquelles naissent les rameaux sont plus grandes que les autres. Les fructifications, décrites d'abord sous le nom de *Bruckmannia* Sternb., sont des épis consistant dans des verticilles de bractées fertiles ou sporangiophores alternant avec des verticilles de bractées stériles. Ces dernières se recouvrent légèrement, de manière à protéger complètement les sporangiophores. Chacun de ces derniers porte 4 sporanges consistant en une enveloppe très mince, mais très résistante, à cellules engrenées.

Asterophyllites Brgt. (Dévonien-Permien) diffère d'*Annularia* d'abord en ce que les feuilles sont toutes égales; de plus, les rameaux sont disposés en verticilles, mais cependant ils sont opposés dans les ramifications secondaires.

Les fructifications, désignées sous le nom de *Volkmannia* Sternb., diffèrent de celles d'*Annularia* par le fait que les sporangiophores s'insèrent à la base des bractées stériles, dans l'intervalle de deux d'entre elles, et non au milieu de l'intervalle de deux verticilles de bractées stériles.

3e Classe. — LYCOPODINÉES.

Tige simple ou ramifiée, simulant une dichotomie, racine toujours dichotome. Feuilles insérées en spirale. Sporanges naissant aux dépens d'une émergence du parenchyme, isolés sur la face supérieure des bractées fertiles, disposés en strobile.

1er Ordre. — LYCOPODINÉES ISOSPORÉES.

Cet ordre ne comprend qu'une seule famille, celle des Lycopodiacées, très peu représentée à l'état fossile.

Les genres actuels *Lycopodium* et *Psilotum* sont représentés dans le Houiller de Saarbruck par des formes de petites dimensions. De plus, M. Renault a décrit récemment sous le nom de *Lycopodiopsis* R. une forme arborescente du Houiller du Brésil.

2e Ordre. — LYCOPODINÉES HÉTÉROSPORÉES.

1re FAMILLE. — ISOÉTÉES.

Tige simple, non ramifiée. Formations secondaires libéro-ligneuses dans le péricycle de la tige.

Isoetes est trouvé à l'état fossile dans le Miocène d'Œningen.

2e FAMILLE. — SÉLAGINELLÉES.

Tige dichotome, feuilles opposées. Plantes de petites dimensions. *Selaginella* a été signalé dans le Houiller de Saarbruck.

3° FAMILLE. — LÉPIDODENDRÉES.

Caractères généraux. — Cette famille est l'une des plus importantes de la flore carbonifère. Elle apparaît dans le Dévonien moyen par des formes de petite taille et prend ensuite un nouvel essor dans le Carbonifère et s'éteint avant le Permien. Les tiges peuvent atteindre 1 mètre de diamètre et 20 à 30 mètres de haut. Elles sont portées sur des rhizomes ramifiés, et sont elles-mêmes généralement dichotomes. On a trouvé des troncs en place, avec une partie de leurs branches. Ces troncs présentent des cicatrices des feuilles dans les parties âgées, et les feuilles elles-mêmes seulement dans les parties jeunes.

Cicatrices foliaires. — La forme de ces cicatrices a une grande importance dans la classification. D'une part, en effet, elle permet de distinguer les Lépidodendrées des Sigillariées; dans les premières, elles ont la forme de losanges contigus; dans les secondes, elles sont ovales, distantes et disposées en files longitudinales. D'autre part, elles permettent de déterminer les espèces de *Lepidodendron* Brgt. et des genres voisins.

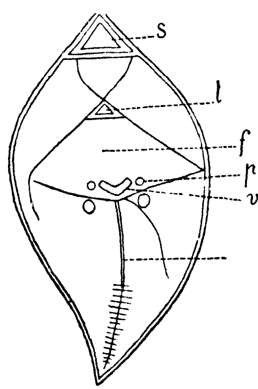


Fig. 581. — Schéma de l'aspect d'un mamelon foliaire de *Lepidodendron*, complet; *f*, cicatrice foliaire; *s*, cavité ligulaire; *l*, fossette ligulaire; *v*, trace vasculaire; *p*, impression du *parichnos*; *c*, crête médiane (figure de SCHENK, interprétation d'HOVELACQUE).

L'aspect des cicatrices change beaucoup suivant l'état de conservation de la tige. Examinons d'abord leur configuration quand l'écorce est intacte (fig. 581). On appelle *mamelon* l'ensemble de la figure correspondant à une feuille distincte. Chaque mamelon est limité par une dépression losangique, à contour un peu sinueux, dont la largeur augmente avec l'âge de la tige. A l'intérieur est un second losange allongé transversalement, élevé, qui représente la surface d'insertion du pétiole; on l'appelle *coussinet foliaire* (*f*); c'est la véritable cicatrice de la feuille. Ce coussinet présente trois impressions. L'impression centraleponctiforme ou en forme de V, est la trace du faisceau libéro-ligneux (*v*); les deux impressions latérales, ponctiformes, ou en forme de parenthèses (*p*), sont les traces de bandes d'un tissu spécial, formé de grandes cellules irrégulières et appelé *parichnos* par M. Bertrand; il prend naissance dans la zone moyenne de l'écorce de la tige au passage du faisceau foliaire, par une

bande qui se bifurque près de la surface (Hovelacque).

Au-dessus du coussinet foliaire est une autre impression triangulaire ou losangique, qui occupe la pointe de la cicatrice (*s*). C'est l'orifice d'une cavité creusée dans l'épaisseur du parenchyme de celle-ci, et appelée *cavité ligulaire*. Elle renferme en effet une languette pyramidale, formée uniquement de parenchyme qui peut faire saillie hors de la chambre ligulaire, mais reste ordinairement cachée à l'intérieur. Une production analogue se ren-



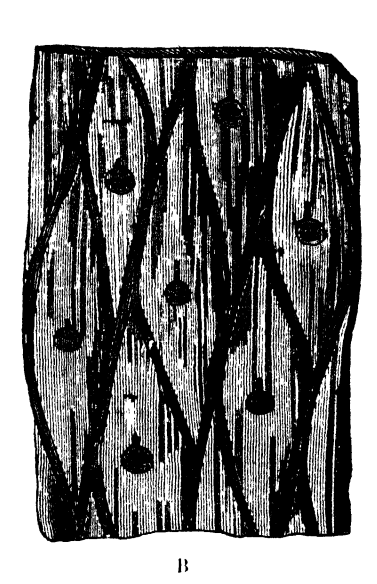


Fig. 582. — *Lepidodendron aculeatum* Sternb. Houiller inférieur. — A, avec l'écorce ; B, décortiqué.

contre aussi chez les Sélaginelles. Enfin, au-dessous du coussinet reste un espace considérable, divisé en deux par une crête médiane saillante (*c*). On y voit parfois de chaque côté de petites impressions où se terminent des canaux particuliers (aériens ou sécrétoires?). Des stries transversales se voient enfin dans la région médiane et inférieure de la cicatrice.

Très fréquemment, la zone externe de l'écorce n'est pas conservée, et la cavité ligulaire manque complètement. On ne voit plus alors que des empreintes losangiques, ayant vers leur centre une impression vasculaire allongée dans le sens vertical. Des

états intermédiaires ont été parfois décrits sous des termes génériques ou spécifiques distincts.

Tige. — La tige de *Lepidodendron* présente d'assez grandes variations. Le bois centripète, formé principalement de trachéides scalariformes, est disposé ou bien en faisceaux isolés (*L. Jutieri* Ren.), ou bien en un anneau épais entourant la moelle (*L. Harcoutii* Brgt.), ou enfin en une masse compacte ne laissant pas de moelle à son centre (*L. rhodumnense* Ren.). Suivant Williamson, les tiges jeunes et les rameaux ne contiennent pas de moelle, celle-ci apparaît progressivement. Enfin, d'après Hovelacque, la portion axiale de la tige de *L. selaginoides* n'est pas formée de parenchyme médullaire, mais d'un ensemble de trachéides scalariformes, de cellules ligneuses réticulées et de fibres secondairement recloisonnés. Dans les diverses espèces, de véritables trachées sont réunies en petits massifs saillants à la phériphérie de la zone de trachéides : ces massifs sont l'origine des faisceaux foliaires qui s'écartent peu à peu du cylindre central et qui forment dans l'écorce des îlots très réguliers.

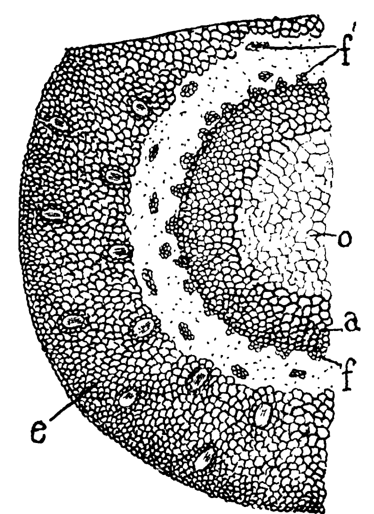


Fig. 583. — Coupe de la tige de *Lepidodendron Harcourtii* With. — *o*, moelle : *a*, bois centripète ; *f'*, *f*, faisceaux foliaires ; *e*, écorce traversée par les faisceaux foliaires (RENAULT).

Le liber, décrit par M. Hovelacque chez *L. selaginoides*, est formé de massifs de grosses cellules grillagées, séparées par des séries radiales et tangentielles de parenchyme libérien. Enfin l'écorce a sa zone externe ordinairement sclérifiée et peut présenter des formations secondaires subéreuses, centripètes, pouvant acquérir une grande épaisseur.

La question de la présence de *bois secondaire* chez les *Lepidodendron* a été longtemps débattue. Tandis que Williamson admettait son existence dans toutes les espèces qu'il avait étudiées, sauf *L. Harcourtii*, M. Renault contestait, au contraire, sa présence dans tous les cas. Elle est mise hors de doute par les observations de M. Hovelacque sur *L. selaginoides* Sternb. (1).

(1) Hovelacque, *Mém. Soc. Linnéenne de Normandie*, 1892. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, décembre 1893.

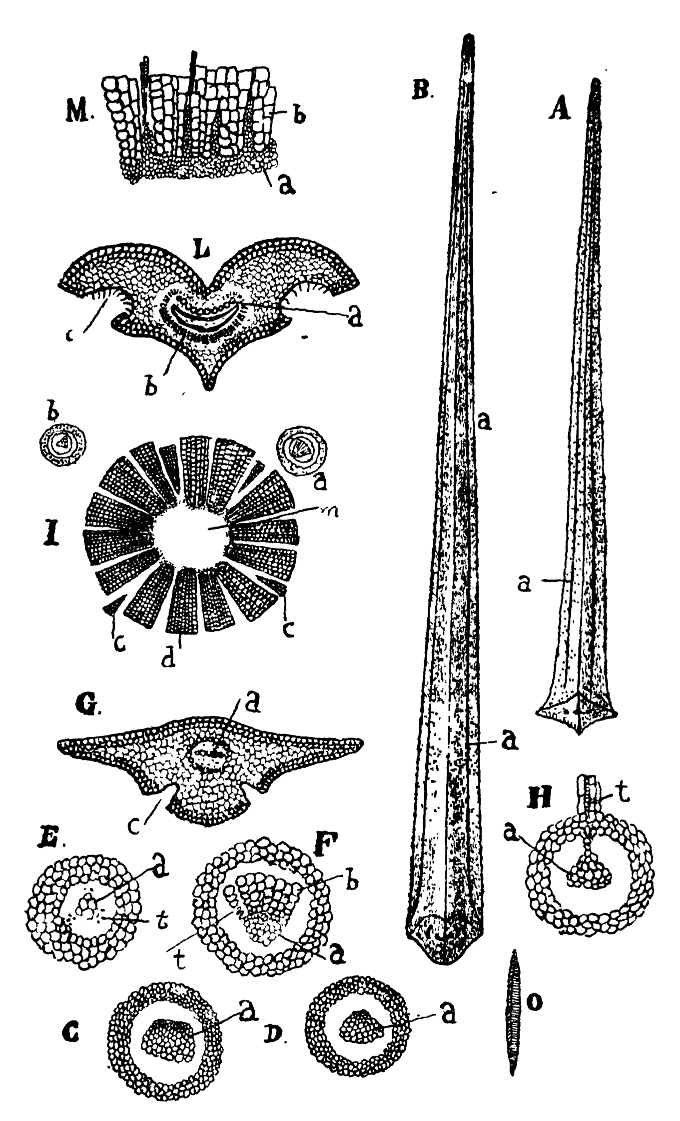


Fig. 584. — Structure de l'appareil végétatif des *Lepidodendron* et des Sigillaires. — A, feuille de Lépidodendron avec ses 3 cicatrices vasculaires à la base : *a*, rainures latérales de la face inférieure. — B, feuille de Sigillaire. — C, D, racines de *L. Enosti*. — E, appendice radiculaire de Stigmarhizome tricentre. — F, appendice foliaire du même, monocentre : *a*, bois centripète ; *b*, bois centrifuge ; *t*, trachées entre les deux bois. — G, coupe transversale d'une feuille de *L. selaginoides* : *a*, faisceau bipolaire ; *c*, rainures longitudinales. — I, coupe de stigmarhizome de Sigillaire cannelée. partie centrale : *b*, bois centrifuge ; *m*, moelle. — L, coupe transversale d'une feuille de Sigillaire : *a*, bois centripète ; *b*, bois centrifuge ; *c*, rainures longitudinales pourvues de stomates. — M, Stigmarhizome de Sigillaire cannelée, partie centrale : *a*, bois centripète ; *b*, bois centrifuge. — O, trachéide rayée de Sigillaire (Renault).

Ce bois secondaire, centrifuge, est formé par une assise génératrice qui, au lieu d'être continue dès le début, apparaît en un

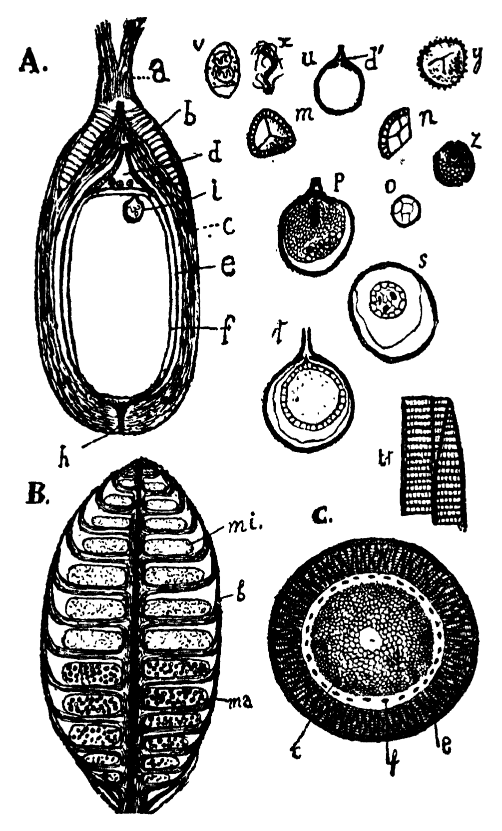


Fig. 585. — A, *Gnetopsis elliptica* Ren. et Zeil. (Calamodendrée ?) : *a*, poils formant l'appareil disséminateur aérien ; *b*, lacunes formant l'appareil disséminateur aquatique ; *c*, testa ; *e*, membrane du nucelle ; *f*, sac embryonnaire ; *i*, archégone ; *h*, chalaze. — B, cône de *Lepidodendron* : *ma*, macrosporanges ; *mi*, microsporanges. — C, coupe d'une tige de *Lep. rhodumnense* : *c*, bois centripète entourant la moelle, très réduite ; *f*, faisceaux foliaires ; *e*, écorce ; *tr*, trachéides rayées dont les raies transversales sont réunies par des filets perpendiculaires beaucoup plus minces ; *m*, tétrade de 4 microspores, avec un anneau élastique rompu en *n* ; *o*, une microspore isolée, cloisonnée ; *p*, macrospore remplie par un prothalle, avec un archégone, comparée à *z*, macrospore avec prothalle d'*Isoetes* actuel ; *u*, macrospore avec son micropyle *d'* ; *v*, *x*, *y*, *z*, *Isoetes* : *v*, microspore ; *x*, anthérozoïde ; *y*, *z*, macrospore (Renault).

point et se développe ensuite en forme d'arc, et peut même constituer un anneau complet. Il y a aussi dans cette espèce du liège secondaire centripète. On peut conclure que les formations

secondaires libéro-ligneuses peuvent se trouver à titre exceptionnel dans diverses espèces, mais font en général défaut.

Feuilles. Racines. — Les feuilles sont aiguës, pouvant atteindre une grande longueur (*L. longifolium* Brgt.), et ont une section rhomboïdale ; le bois y forme une seule bande. Les racines, dichotomes, ont simplement à leur centre un faisceau triangulaire.

Rhizomes. — Les *rhizomes* des *Lepidodendron* constituent une partie des productions connues sous le nom de *Stigmaria*. On les a vus en continuité avec les tiges dans un grand nombre d'espèces. Ils portent des feuilles et ont la même structure que les tiges aériennes (Voir plus loin à propos des Sigillaires).

Fructifications. — Les fructifications des *Lepidodendron,* appelées *Lepidostrobus*, sont des strobiles ovoïdes, situés à l'extrémité des rameaux (fig. 585). Tantôt ils sont unisexués, tantôt les microsporanges sont situés à la partie supérieure, et les macrosporanges à la partie inférieure d'un même rameau. Les bractées, toutes fertiles et disposées en spirale, se recouvrent très exactement et portent les sporanges volumineux. La macrospore, à maturité, contient un prothalle au sommet duquel est une archégone, dont l'ouverture est en face d'un canal micropylaire. Dans ce canal s'engageaient les microspores, devenues pluricellulaires; c'est là que devaient se former les anthérozoïdes. La macrospore fécondée s'entoure d'une membrane résistante.

Outre le genre *Lepidodendron* Brgt., le plus riche en espèces, on peut citer d'autres genres très répandus dans le Carbonifère. *Lepidophloios* Sternb. est remarquable par la disposition des rameaux sur quatre rangées. *Ulodendron* Lindl. et Hutt. et *Bothrodendron* L. et H. présentent sur le tronc de larges disques circulaires ou elliptiques qui sont les cicatrices laissées par les rameaux fructifères caducs. *Knorria* Sternb. est très commun du Culm au Permien, mais le plus souvent, les tiges que l'on rencontre sont décortiquées. Les feuilles s'insèrent sur des mamelons en forme de cylindres appliqués sur la tige.

4e FAMILLE. — SIGILLARIÉES.

Caractères généraux. — Les Sigillariées pouvaient atteindre des dimensions énormes. Elles vivaient dans les régions humides, dans les marécages, où elles formaient de véritables forêts. L'appareil végétatif présente les variations les plus curieuses. Dans les couches les plus anciennes où les Sigillaires soient connues (Dévonien, Calcaire, Carbonifère), on rencontre fréquemment des

productions cylindriques disposées parallèlement à la stratification des couches, atteignant un diamètre et une longueur considérables (jusqu'à 10 m.), en se dichotomisant très rarement. Ce sont des tiges souterraines ou submergées, des *rhizomes*, qui portent des racines et des feuilles, les racines portant elles-mêmes des radicelles très petites. Ces rhizomes ne sont jamais accompagnés de tiges aériennes dressées dans les premières couches où on les trouve. Mais plus tard, ces dernières apparaissent et deviennent de plus en plus abondantes. Tantôt c'est l'extrémité du rhizome qui se redresse, tantôt au contraire la tige

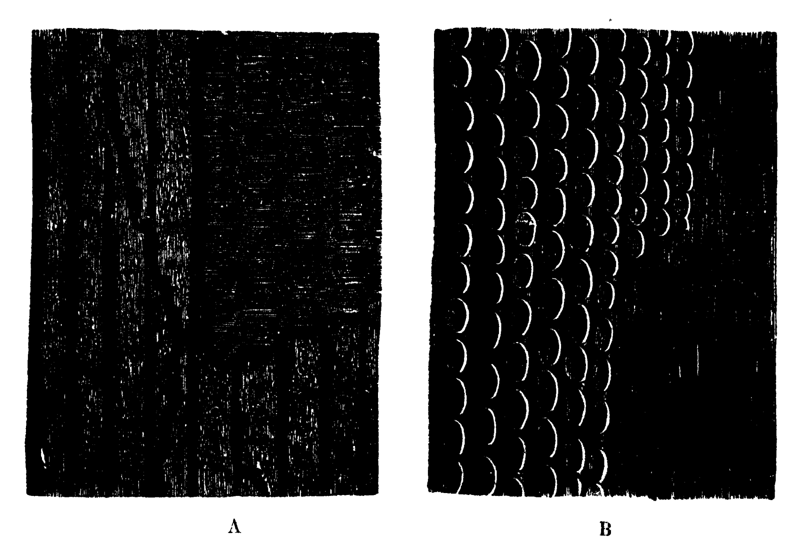


Fig. 586. — Tige des Sigillaires. — A, *Sigillaria* (*Favularia*) *tessellata* Brgt. (Houiller supérieur) montrant les divers aspects de la tige suivant le degré de décortication ; en haut et à droite l'écorce est conservée. — B, *Sigillaria* (*Rhytidolepis*) *Davreuxi* Brgt. Houiller inférieur.

aérienne paraît se développer directement sans l'intervention de cet organe. Dans ce cas, elle est supportée par des racines volumineuses, presque étalées horizontalement, et plusieurs fois dichotomisées. Les racines en question sont souvent confondues avec les rhizomes sous le nom de *Stigmaria* : on peut les distinguer sous le nom de *Stigmarhizomes* et *Stigmarhizes*.

La tige aérienne présente elle-même une certaine variété. Elle pouvait être dichotome comme celle des *Lepidodendron*, quoique moins souvent bifurquée ; mais ordinairement elle s'élève en une colonne gigantesque, simple, sans ramification. Sur ces tiges étaient insérées suivant des lignes spirales ou verticales

très régulières, des feuilles linéaires rigides, longues, à section triangulaire. Ces feuilles en tombant laissaient des cicatrices comparables à celles des *Lepidodendron*, mais qu'on peut en distinguer facilement : les cicatrices foliaires occupent en effet presque toute l'étendue du mamelon; elles présentent deux impressions semi-lunaires, et une troisième punctiforme au milieu, celle-ci correspondant à la trace du faisceau foliaire (fig. 584, B).

Tige. — La structure de la tige sépare nettement les Sigillaires des Lépidodendrées (fig. 587): il existe en effet des formations secondaires libéro-ligneuses, formant un cylindre continu, avec une zone génératrice entre le liber et le bois. Ce dernier est centrifuge. Les faisceaux primaires, centripètes, se voient à l'intérieur du bois secondaire. Dans un groupe important de Sigillaires, le bois primaire forme une couche continue, comme chez les *Lepidodendron*, et alors encore, comme dans ces plantes, ce cylindre ligneux peut atteindre le centre de la tige ou bien laisser subsister la moelle à son intérieur. Les Sigillaires ainsi constituées sont les plus anciennes, et se rapprochent plus que les autres des *Lepidodendron*. On les reconnaît facilement à ce que l'écorce est cannelée longitudinalement. Le second groupe de Sigillaires est au contraire caractérisé par l'écorce lisse. Dans ce cas le bois primaire est formé de faisceaux distincts. Chez toutes les Sigillaires, les faisceaux foliaires prennent naissance entre les deux bois et doivent traverser toute la couche du bois secondaire et de l'écorce où on les rencontre en grand nombre.

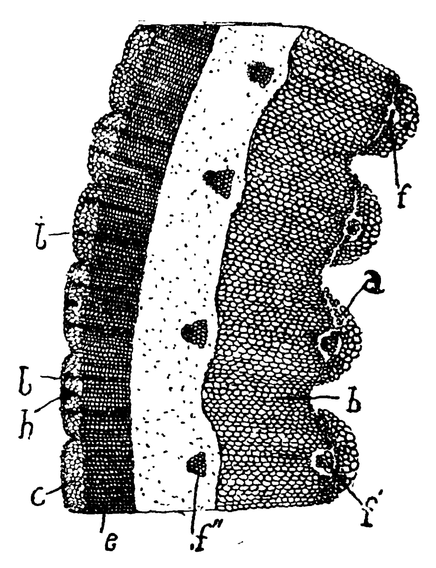


Fig. 587. — Coupe de la tige de *Sigillaria Menardi* Brgt. — *a*, bois centripète; *b*, bois centrifuge; *f*, *f'*, *f''*, faisceaux foliaires; *e*, liège; *b*, trace de l'appareil sécréteur; *h*, trace du faisceau foliaire; *c*, parenchyme (RENAULT).

Stigmaria. — Les *Stigmaria*, qu'ils soient des rhizomes ou des racines, ont des formations secondaires comme les tiges.

On a cependant trouvé des productions analogues aux *Stig-*

maria, mais dépourvues de formations secondaires ; elles appartenaient alors à des *Lepidodendron*, et on a pu parfois les voir en continuité avec les tiges aériennes de ces dernières.

On peut distinguer les Stigmarhizomes et les Stigmarhizes par l'examen du bois primaire, qui se voit au centre de l'anneau ligneux secondaire : ce bois est centripète dans les rhizomes et centrifuge dans les racines.

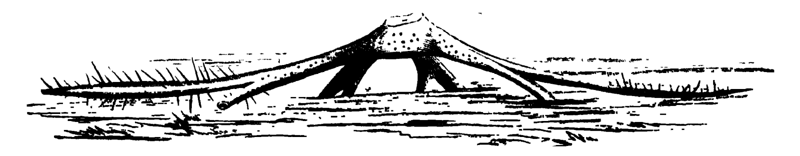


Fig. 588. — *Stigmaria* en place.

Les appendices des *Stigmaria* ont donné lieu à des discussions qui ne sont pas encore terminées. M. Renault a bien voulu nous montrer ses préparations, qui nous semblent cependant trancher la question. Parmi ces appendices, les uns montrent en section transversale un faisceau ligneux tricentre, et donnent naissance à des ramifications. Ce sont manifestement des racines. Les autres ont au contraire un faisceau monocentre et ne se ramifient pas ; ils sont portés par des rhizomes : M. Renault les considère comme des feuilles modifiées, que l'identité du milieu a rendues semblables aux racines : se développant dans la vase molle ou dans l'eau, tous ces appendices ont une forme cylindrique ou conique très allongée. Ils sont entremêlés sur les rhizomes.

Fructifications. — L'étude des *fructifications* des Sigillaires, trouvées en continuité avec les tiges par M. Zeiller en 1884, prouve bien que ces plantes forment un groupe spécial, et ne sont pas simplement des *Lepidodendron* âgés comme le pensaient Williamson et l'école anglaise. Ces fructifications encore incomplètement connues, ont soulevé aussi de vives discussions.

On n'a trouvé en continuité avec les tiges de Sigillaires que des strobiles, assez analogues à ceux des *Lepidodendron*, et ne contenant que des macrospores (Zeiller, Stur). Ces macrospores étaient libres entre les bractées, le tissu du sporange ayant été détruit, peut-être naturellement par suite de la maturité, comme cela a lieu pour les *Isoetes*. Mais de plus, M. Renault (1) attribue à une Sigillariée un cône isolé contenant de véritables grains de pollen de $0^{mm},2$ environ. Cette attribution est contestée par les

(1) Renault, *C. R. Ac. sc.* 1885.

auteurs allemands et anglais, et il convient de réserver son opinion sur ce sujet difficile.

Répartition. — L'existence des Sigillaires dans le Dévonien d'Amérique est très douteuse. Les plus anciennes sûrement déterminées datent du Culm supérieur. Elles deviennent très abondantes dans le Houiller inférieur et déclinent ensuite rapidement. Une espèce est encore signalée dans le Trias inférieur de l'Eifel (*S. oculina* Blankenh.).

Classification. — Le grand genre *Sigillaria* Brgt. a été divisé d'après les caractères suivants :

A. Sigillaires à tige cannelée (plus voisines des Cryptogames, d'après Renault).

Favularia Brgt. — Côtes simples, cicatrices foliaires contiguës.

Rhytidolepis Sternb. — Côtes simples, cicatrices distantes.

Polleriana Brgt. — Côtes multiples, cicatrices distantes.

B. Sigillaires à tige lisse (plus voisines des Phanérogames).

Clathraria Brgt. — Cicatrices contiguës.

Leiodermaria Gold. — Cicatrices distantes.

Formes de transition entre les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames. Progymnospermes.

Les trois familles qui suivent, toutes permo-carbonifères, offrent cet intérêt considérable de présenter des caractères mixtes appartenant à deux embranchements nettement délimités dans la nature actuelle. Les Paléontologistes sont d'ailleurs loin d'être d'accord sur la place qu'il convient de leur attribuer. La plupart d'entre eux (en particulier les écoles allemande et anglaise, et en France MM. Grand'Eury et Van Tieghem), les classent parmi les Cryptogames vasculaires, les Sphénophyllées et les Calamodendrées étant dès lors des familles d'Équisetinées hétérosporées, et les Poroxylées une famille de Lycopodinées isosporées. MM. Bertrand et Renault en font au contraire des Gymnospermes bien caractérisées. Nous reviendrons, en résumant l'histoire de l'Évolution des Végétaux, sur le fait que, le processus de perfectionnement ne se produisant pas *pari passu* pour tous les organes, il est difficile de déterminer pour ces groupes de transition si la somme des caractères phanérogamiques l'emporte sur la somme des caractères cryptogamiques. Les observations récentes de M. Renault sur les fructifications des Calamodendrées paraissent trancher la question en faveur des Phanérogames, au moins pour cette famille. Tout en leur accordant entière confiance, comme leurs conclusions ne sont pas partout acceptées, nous jugeons prudent de ne pas prendre l'initiative d'un nouveau groupement des Gymnospermes où figureraient ces formes contestées.

1re FAMILLE. — SPHÉNOPHYLLÉES.

Plantes diploxylées intermediaires entre les Équisétinées et les Phanérogames La structure de leur tissu arrive à la différenciation de celui des Angiospermes : il est pourvu en effet de vaisseaux parfaits ; mais leur mode de reproduction et leur port les rapprochent des Équisétinées Hétérosporées.

Ce groupe intéressant ne comprend qu'un grand genre, *Sphenophyllum* Brgt., très abondant dans le Houiller et le Permien inférieur. Les formes signalées dans l'Ordovicien, le Dévonien, le Culm et le Trias sont douteuses. *Sphenophyllum* a été rapporté parfois aux Marsiliacées et aux Lycopodiacées ; mais c'est des *Annulariées* qu'il se rapproche le plus, au moins par son port général. C'est une plante herbacée, souvent de grandes dimensions, à tige simple ou rameuse, à feuilles verticillées ; les épis fructifères sont aussi disposés en verticilles. Ces plantes for-

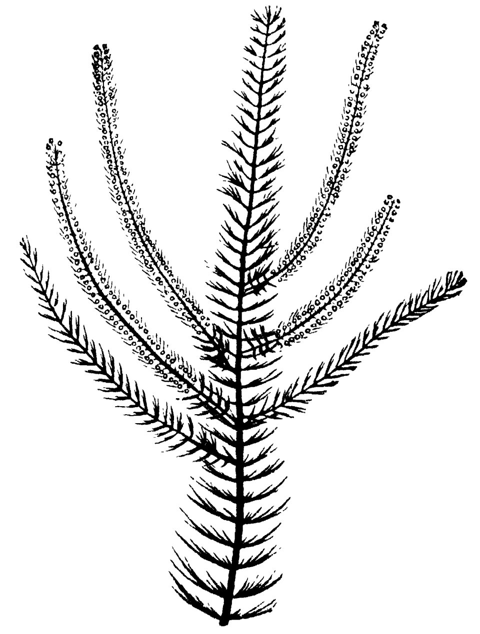


Fig. 589. — *Sphenophyllum angustifolium* restauré (SCHIMPER).

maient des touffes épaisses dans les endroits marécageux. Elles se distinguent facilement des Équisétinées en ce que les cannelures de la tige n'alternent pas d'un article à l'autre ; de plus, les feuilles n'ont pas de nervure principale : elles sont parcourues par des faisceaux de nervures dichotomes. Leur forme est celle d'un coin, la pointe étant à l'insertion ; elles sont dentées sur le bord et disposées par 6 en verticilles. Les feuilles inférieures, beaucoup plus découpées, divisées presque jusqu'à la base, au moins dans plusieurs espèces, étaient probablement submergées.

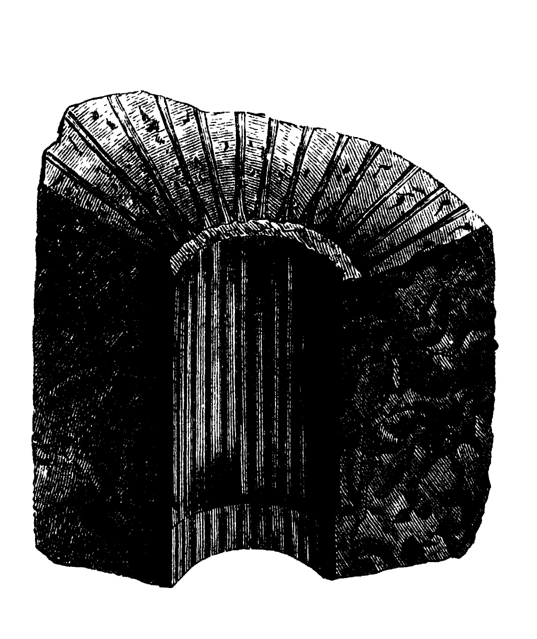
La *tige* a une structure toute spéciale. Le bois primaire forme

6 faisceaux disposés par paires distinctes dans le très jeune âge, mais bientôt soudés en une masse unique trilobée. Ce bois centripète est formé de *véritables vaisseaux*, annelés, rayés, et réticulés (en allant de la périphérie au centre). Le bois secondaire, qui forme au dehors un anneau continu, épais, centrifuge, est formé de gros vaisseaux aréolés. La racine et la feuille ont aussi des formations secondaires centrifuges.

L'*appareil reproducteur* est, d'apres M. Renault, celui des Cryptogames vasculaires hétérosporés. Les sporanges sont portés sur des épis unisexués ou bisexués. Les microsporanges sont insérés directement sur les bractées, les macrosporanges sont à l'aisselle des bractées. La structure de ces derniers, assez complexe, n'est pas parfaitement connue.

2e FAMILLE. — CALAMODENDRÉES.

Plantes diploxylées, intermédiaires entre les Équisétinées



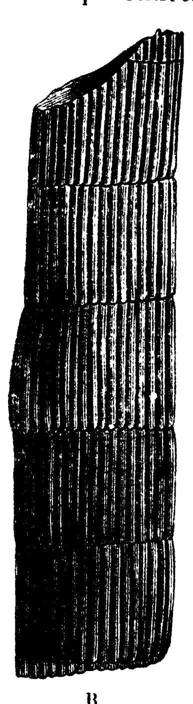


Fig. 590. — A, fragment de tige de *Borniaradiata* Brgt. (Culm) portant un verticille de rameaux. — B, moelle d'*Arthropitys*.

(*Annulariées*) et les Gymnospermes (*Gnétacées*). Culm-Permien.

Le port général est celui des *Calamites* ou des *Annularia*. La

tige et les rameaux sont en effet formés d'articles successifs. Les rameaux sont verticillés et les racines mêmes le sont aussi

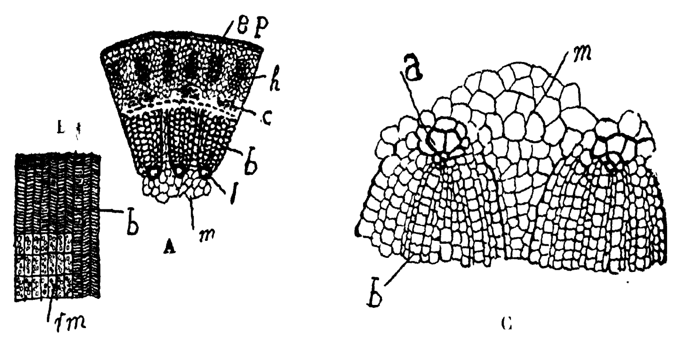


Fig. 591. — *Arthropitys borgiensis* Ren. — A, coupe transversale d'un rameau : *m*, moelle ; *l*, lacune ; *b*, coins ligneux séparés par des rayons médullaires ; *c*, cellules gommeuses ; *h*, bandes hypodermiques ; *ep*, épiderme. — B, fragment de coupe oblique : *b*, trachéides rayés ; *rm*, rayons médullaires. — C, fragment d'une coupe transversale de racine d'*Arthropitys* : *a*, bois centripète ; *b*, bois centrifuge ; *m*, moelle (Renault).

chez *Bornia*. En raison de cette analogie extérieure les Calamodendrées ont été longtemps confondues avec les *Calamites*.

La tige est lisse à l'extérieur, mais fréquemment on ne ren-

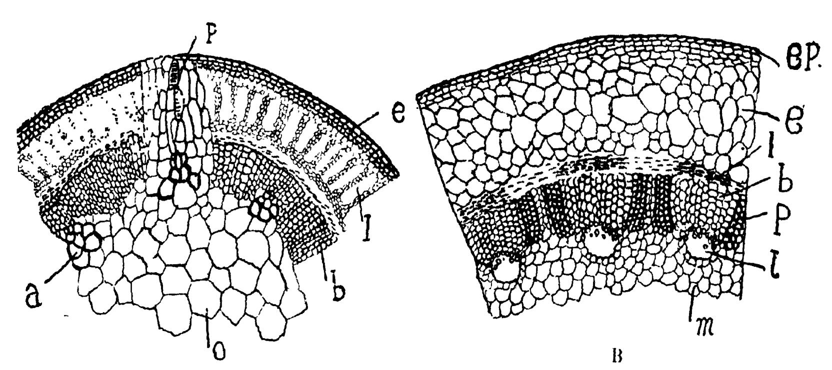


Fig. 592. — *Calamodendron striatum* Brgt. — A, coupe transversale d'une racine : *o*, moelle ; *a*, bois primaire ; *b*, bois secondaire ; *l*, lacunes corticales ; *e*, assise subéreuse ; *p*, radicelle. — B, coupe d'un rameau : *m*, moelle ; *l*, lacune renfermant des trachées adhérentes au bois secondaire ; *b*, bois secondaire ; *p*, gaine prosenchymateuse ; *l*, liber secondaire ; *e*, parenchyme cortical ; *et*, suber ; *ep*, épiderme (Renault).

contre que le moulage interne du cylindre ligneux, qui est cannelé comme chez les Équisétinées, et dès lors impossible à distinguer en l'absence des éléments du bois secondaire (fig. 590). Les feuilles linéaires, simples ou plusieurs fois dichotomes, sont

dépourvues de gaines foliaires. Leurs verticilles alternent d'un nœud à l'autre.

La taille était considérable : elle pouvait atteindre 20 mètres chez *Calamodendron*. Des formations secondaires très développées se voient dans les rhizomes, la tige et les racines : le bois de formation centrifuge est composé de trachéides rayées, réticulées



Fig. 593. — Fructifications de Calamodendrées. — A, rameau feuillé de *Calamodendron* d'Eichweiller, accompagné de graines *a*. — B, rameau fertile, portant l'inflorescence C. — D, inflorescence isolée, $\times 3$. — E, coupe de l'inflorescence, montrant en haut deux graines surmontées de poils. — F, coupe transversale de la même, montrant les deux bractées soudées pour constituer l'ovule. — G, *Gnetopsis primæva* Ren. de la Baconnière, trouvé au milieu de rameaux de *Bornia radiata*. — H, rameau et bractée d'*Arthropitys*, portant une graine *m* de *Gnetopsis augustodunensis* Ren. — J, bractée entourant les graines précédentes. — I, coupe d'une graine avec sa bractée (Renault).

et à ponctuations aréolées, sans vaisseaux parfaits et traversé par des rayons médullaires. On n'a pas trouvé de bois centripète dans les tiges. Au centre est une moelle volumineuse, creusée souvent de grandes lacunes à sa périphérie. On a par suite considéré les Calamodendrées comme des Équisétinées hétérosporées *diploxylées*, jouant vis-à-vis des *Annulariées* le même rôle que les Sigillaires vis-à-vis des Lépidodendrées. Mais les fructifications femelles sont très différentes de celles de tous les Cryp-

togames vasculaires, d'après les observations de M. Renault.

Les fructifications mâles diffèrent peu de celles des Équisétinées. Ce sont des verticilles de bractées, tantôt toutes fertiles (*Bornia*), tantôt alternativement fertiles ou stériles (*Arthropitys*, *Calamodendron*). Les sporanges, portés par groupes de 5 à 7 chez *Bornia*, renferment des microspores réunies en tétrades.

Les fructifications femelles sont plus intéressantes. Elles comprennent, d'après M. Renault, plusieurs des formes comprises dans les genres *Gnetopsis* Ren. et Z., *Trigonocarpus* Brgt., *Cordaicarpus* (Brgt., etc.). Ce sont de véritables *graines* aussi compliquées que celles des Gymnospermes, quoique de structure assez différente. Ces graines sont contenues plusieurs ensemble dans des enveloppes qu'on peut comparer à un ovaire, et qui sont formées

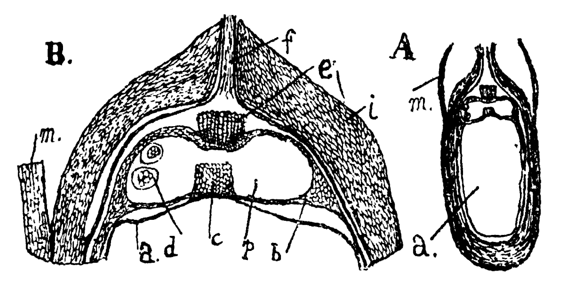


Fig. 594. — *Gnetopsis augustodunensis* Ren. — A, graine, × 8 : *a*, sac embryonnaire ; *m*, poils formant l'appareil disséminateur. — B, partie supérieure de la même graine, × 35. *a*, membrane du sac embryonnaire ; *b*, nucelle ; *p*, chambre pollinique : *c*, entonnoir dépendant du nucelle, conduisant à l'oosphère ; *d*, grain de pollen : *e*, entonnoir conduisant à la chambre pollinique ; *f*, canal micropylaire ; *i*, tégument ; *m*, appareil disséminateur (Renault).

de bractées soudées, à bords dentés. La graine elle-même est surmontée de bractées minces fortement innervées, servant d'appareil de dissémination dans l'air. La couche externe de la graine (*testa*) est creusée de lacunes aérifères qui lui permettent de flotter sur l'eau. En face du micropyle est une sorte d'entonnoir, donnant accès dans un large sac pollinique, creusé dans la nucelle, où l'on voit fréquemment des grains de pollen pluricellulaires. Le tube pollinique (ou les anthérozoïdes) peut pénétrer jusqu'au sac embryonnaire par un second entonnoir, et des archégones ont même été retrouvés au sommet du sac embryonnaire. On voit que cette disposition est très voisine de celle qu'on retrouve chez les Gymnospermes. Les Calamodendrées sont en effet jusqu'ici à ce point de vue les plantes les plus voisines des Phanérogames, par suite il n'est pas étonnant que les productions en question aient été

longtemps rapportées à des plantes de cet embranchement (d'où les noms de *Gnetopsis* R. et Z., *Cordaïanthus* Gr. E.). Mais M. Re-

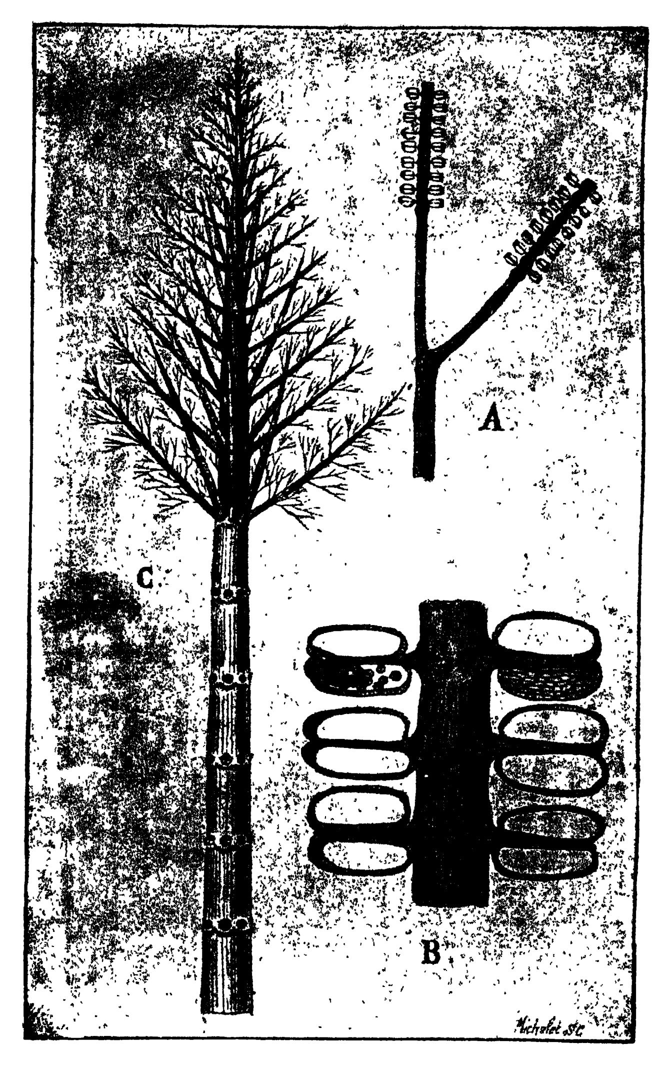


Fig. 595. — Restauration de *Bornia*. — A, rameau fertile, terminé par deux épis; B, fragment d'épi plus grossi; C, la plante restaurée, les rameaux verticilles portent des feuilles également verticillées, deux fois bifurquées (RENAULT).

nault ayant trouvé plusieurs fois les graines en question attenantes ou entremêlées aux rameaux de *Bornia* (*Gn. primæva*), d'*Arthropitys* (*G. augustodunensis*) ou de *Calamodendron* (*G. elliptica*),

la question semble tranchée, quoique dans bien des cas la répartition de diverses espèces de graines aux tiges connues de Calamodendrées ne soit pas encore connue.

Les Calamodendrées, représentées par les trois genres *Calamodendron* Brgt., *Bornia* E. Röm. et *Arthropitys* Göpp., sont très répandues depuis le Culm jusqu'au Permien.

3e FAMILLE. — POROXYLÉES.

Les deux genres *Sigillariopsis* Ren. et *Poroxylon* Ren. (Carbonifère) forment au point de vue de la structure de la tige, une transition des plus nettes entre les Sigillariées et les Cycadinées. Avec les premières elles ont en commun la présence de bois *centripète* en faisceaux distincts ou en anneau continu en dedans de l'anneau ligneux centrifuge; ce caractère manque dans les tiges des Cycadinées et ne se retrouve que dans les feuilles. Ce bois primaire est formé de trachéides rayées. D'autre part, le bois secondaire présente dans sa zone externe des trachéides ponctuées, disposées en files rayonnantes séparées par de larges rayons médullaires. Il est identique à celui des Cordaïtées. Les feuilles ont aussi le double bois : le faisceau centripète, triangulaire, est bordé par le faisceau centrifuge semi-lunaire, comme dans les Cordaïtes et les Cycadées. Les fructifications sont inconnues.

Embranchement III — CRYPTOGAMES VASCULAIRES	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
Cl. I. FILICINÉES																
O. I. FOUGÈRES																
S-O. I. Leptosporangiées																
S.-O. II. Eusporangiées																
O. II. HYDROPTÉRIDÉES																
Psilophyton																
Cl II. ÉQUISÉTINÉES																
O. I. ÉQUISÉTACÉES																
O. II. ANNULARIÉES	?															
Cl. III. LYCOPODINÉES																
O. I. ISOSPORÉES																
O. II. HÉTÉROSPORÉES																
Isoétées																
Sélaginellées																
Lépidodendrées		?														
Sigillariées																
Sphénophyllées	?	???	?		?											
Calamodendrées																
Poroxylées																

IVe EMBRANCHEMENT. — PHANÉROGAMES

Végétaux pourvus de tiges, de feuilles, de racines, de fleurs et de graines. La fécondation s'opère par un tube pollinique et non par des anthérozoïdes.

La considération des formes fossiles intermédiaires entre les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames rend presque impossible la délimitation absolue entre les deux embranchements. Nous examinerons cette question au point de vue de l'Évolution dans un dernier chapitre, la connaissance des Gymnospermes fossiles étant indispensable pour cet objet.

1er Sous-Embranchement. — GYMNOSPERMES.

Phanérogames dont les ovules sont portés par des carpelles qui ne se soudent jamais de manière à former une cavité close. Tige s'accroissant par le cloisonnement d'une cellule unique. Dans l'ovule orthotrope et en général à un seul tégument le sac embryonnaire produit directement un prothalle femelle (endosperme) *sur lequel se voient des archégones rudimentaires* (corpuscules). *Grain de pollen pluricellulaire.*

1re Classe. — CORDAITÉES.

Ovules isolés chacun au sommet d'un rameau qui porte quelques bractées et qui est lui-même à l'aisselle d'une bractée.

Les Cordaïtées, exclusivement paléozoïques, apparaissent dans le Dévonien (Dawson), sont extrêmement répandues dans le Carbonifère, et disparaissent après le Permien inférieur. Elles ont des caractères mixtes entre les Conifères et les Cycadées, et sont d'ailleurs indépendantes des unes et des autres, dérivant probablement des Lycopodiacées par l'intermédiaire des Poroxydées.

Les tiges pouvaient atteindre de 20 à 30 mètres ; elles étaient abondamment ramifiées vers le haut, en quoi elles diffèrent des Cycadées, dont elles se rapprochent au contraire par la forme de leurs feuilles. Celles-ci sont de grandes dimensions (20 à 90 centimètres), arrondies au sommet, parcourues par des nervures parallèles.

Appareil végétatif. — La tige montre au centre une moelle abondante, qui a été connue avant le reste de l'organisme. Cette moelle est creusée de larges lacunes séparées par des diaphragmes horizontaux. Autour se trouve l'anneau ligneux divisé en

deux zones. La zone interne est formée de trachéides spiralées, annelées, réticulées et rayées. C'est de là que partent les faisceaux foliaires. La seconde zone, beaucoup plus épaisse, et qui atteint un diamètre considérable dans les tiges âgées, est formée de trachéides aréolées, disposées en minces files rayonnantes séparees par des rayons médullaires également minces. Les aréoles sont contiguës et prennent une forme hexagonale. Puis viennent successivement l'assise génératrice libéro-ligneuse, le liber, puis l'écorce renfermant des canaux gommeux et des îlots provenant de bandes fibreuses verticales non anastomosées, et des faisceaux foliaires.

Les *racines* montrent au centre deux faisceaux de bois pri-

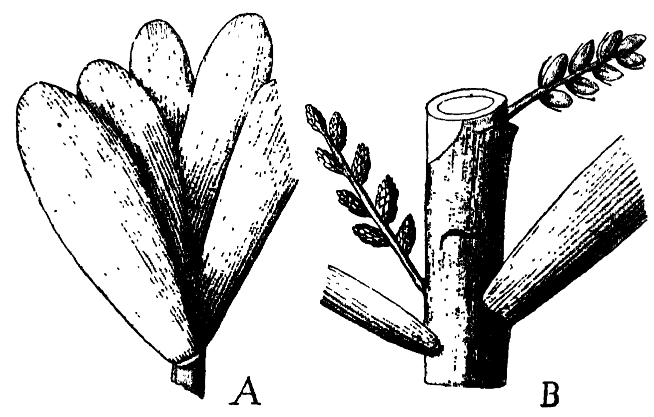


Fig. 596. — Cordaïtes. — A, extrémité d'un rameau. — B, inflorescence, portant en haut à droite un rameau femelle, en bas à gauche un rameau mâle (Renault).

maire se rejoignant au centre, et autour un anneau continu de bois secondaire.

Les *feuilles* sont d'abord très rapprochées au sommet de la tige; peu à peu, elles s'écartent par suite de la croissance intercalaire de la tige. Leur forme suffit à caractériser les grands genres de la famille. *Cordaites* Unger a des feuilles arrondies, assez larges. Chez *Dorycordaites* Gr. E. elles sont lancéolées, très minces, aiguës, et enfin chez *Poacordaites* Gr. E. elles sont étroites, linéaires, obtuses au sommet.

Les feuilles des Cordaïtes sont remarquables par la structure de leurs faisceaux : ils sont entourés d'une gaine à plusieurs assises, à cellules ponctuées; le bois primaire, centripète, forme un faisceau triangulaire, et le bois secondaire, centrifuge, un faisceau semi-lunaire. Le premier est formé de trachéides

rayées, spiralées et ponctuées; le second uniquement de trachéides ponctuées. Ordinairement le parenchyme n'est pas en palissade, la feuille est alors bifaciale. Dans certaines espèces cependant il semble y avoir du tissu en palissade (*C. lingulatus*).

Inflorescence. — Les inflorescences mâles et femelles de Cordaïtes (*Cordaianthus* Gr. E.), sont séparées. On les trouve éparses sur les troncs, à l'aisselle des feuilles, mais comme les graines arrivent très lentement à maturité, il arrive fréquemment que les feuilles tombent avant les cônes.

Les inflorescences mâles sont formées de bractées stériles et de bractées fertiles ; celles-ci portent chacune 2 ou 3 étamines, chaque étamine comportant 3 à 4 sacs polliniques. Les grains de pollen, très abondants, sont réticulés et arrivent dans la chambre pollinique où s'achève leur maturation. Ceux qu'on a trouvé à cette place sont pluricellulaires.

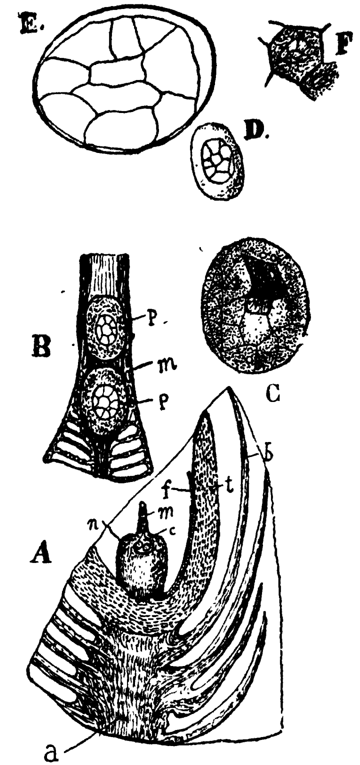


Fig. 597. — Fructifications des Cordaïtes. — A, fragment d'une fleur : *a*, rameau ; *b*, bractée ; *t*, enveloppe interne dure, l'enveloppe externe molle a disparu ; *n*, nucelle ; *c*, chambre pollinique, contenant 2 grains ; *m*, canal de pollen micropylaire ; *f*, faisceau vasculaire. — B, section de la région micropylaire du même ; *m*, canal micropylaire ; *p*, graine de pollen. — C, grain de pollen divisé d'*Ætheotesta*. — D, pollen de Cordaïte. — E, pollen d'*Ætheotesta*. — F, le même, montrant les perforations des parois (Renault).

Les cônes femelles contiennent des ovules portés au sommet de courts rameaux entourés de quelques bractées. Ces ovules orthotropes dressés ont d'abord un tégument unique qui se différencie bientôt en une partie externe charnue, et une partie interne, plus mince, qui durcit ensuite et devient solide et ligneuse dans la graine, Une large chambre pollinique donne accès au nucelle. On y rencontre fréquemment les grains de pollen pluricellulaires qui attendent longtemps la maturité de l'oosphère. La fécondation ne devait pas se faire avant que la graine fût

tombée à terre, car on n'y rencontre jamais d'embryon. Ce fait se retrouve chez les Cycadées.

Dans la graine plus avancée le nucelle se développe beaucoup et présente un endosperme avec des corpuscules. La chambre pollinique ne s'accroît pas proportionnellement, mais ses bords s'allongent en un tube qui s'engage dans le micropyle des téguments.

2e Classe. — CYCADINÉES.

Nombreux carpelles ouverts, procédant directement du rameau femelle : leur ensemble constitue une fleur. *Bois formé seulement de trachéides : pas de vaisseaux parfaits.*

1re FAMILLE. — CYCADÉES.

Ovules situés en nombre variable de chaque côté d'un carpelle penné.

Tige. — Les tiges de *Cycas* sont remarquables par l'existence de plusieurs cercles concentriques de formations secondaires libéro-ligneuses, formés par des assises génératrices distinctes ; ces anneaux, dont chacun met plusieurs années à se former, sont réunis de distance en distance par des arcs ligneux. Au centre est une moelle abondante, riche en canaux gommeux qu'on trouve aussi dans l'écorce.

Racine. — On trouve au centre deux faisceaux ligneux primaires, triangulaires, en regard ; autour est un anneau ligneux secondaire, parfois interrompu par de larges rayons médullaires.

Feuilles. — Les feuilles des Cycadées sont très grandes, pennées, et entourées à leur base de petites écailles. Le pétiole a plusieurs faisceaux libéro-ligneux, et la nervure des folioles un seul. Ces faisceaux sont remarquables par l'existence de bois centripète très développé, qui n'existe pas dans la tige et apparaît seulement à la naissance de la feuille où il se développe avant le bois centrifuge. Le bois centrifuge, d'origine secondaire, est situé au-dessous du bois centripète et fourni par la même assise génératrice qui donne naissance au liber.

Fleurs mâles. — Les Cycadées sont dioïques. Les fleurs mâles sont des chatons allongés ; les bractées courtes, dilatées en haut, portent à leur face interne, sur leurs bords, de nombreux sacs polliniques.

Fleurs femelles. — Les feuilles qui portent les organes fe-

melles, ou *carpelles*, gardent ici plus que partout ailleurs les caractères des feuilles normales ; elles sont fortement découpées, et ce sont seulement les folioles inferieures qui se transforment en ovules. Ceux-ci sont nus et orthotropes, à tégument simple concrescent dans le bas avec le nucelle. Une chambre pollinique considérable retient les grains de pollen jusqu'à la maturité. Dans le nucelle, il se forme un groupe de *cellules mères primordiales*, qui avortent, sauf une seule ; celle-ci se divise en trois, dont la plus inférieure donnera naissance au sac embryonnaire (macrospore) où se développe l'endosperme ou prothalle femelle. Sur ce prothalle apparaissent les corpuscules (archégones) dépourvus de paroi propre.

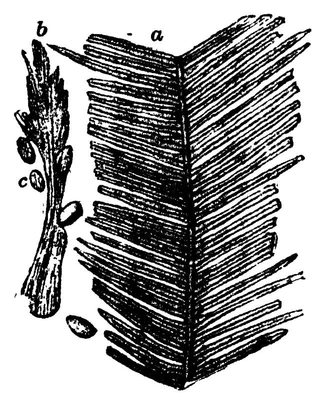


Fig. 598. — *Cycas revoluta* Heer, Crétacé moyen du Groenland, × 1/4. — *a*, portion de fronde ; *b*, appareil reproducteur femelle ; *c*, graines (HEER).

Les Cycadées fossiles se répartissent dans le seul genre *Cycadites* Sternb. qui apparaît probablement dans le Houiller, et devient plus abondant dans le Jurassique. Il n'a pas été retrouvé postérieurement au Néocomien.

On en connaît surtout des frondes, mais aussi des inflorescences mâles (*Androstobus* Schimp.) et femelles (*Cycadospadix* Schimp.). Il est intéressant de remarquer que c'est dans les graines de Cycadées fossiles que la structure de l'ovule a été décrite par Brongniart avant d'être connue chez les formes vivantes.

2e FAMILLE. — ZAMIÉES.

Ovules situés par paire à la face inférieure d'un carpelle pelté.

Les Zamiées diffèrent des Cycadées par le fait que les folioles ont des nervures égales et nombreuses. Les inflorescences femelles sont composées de bractées dont l'extrémité se dilate en écusson hexagonal portant chacun un ovule de chaque côté. Après la fécondation toutes ces écailles se rapprochent et se soudent, de sorte que la gymnospermie disparaît. Dans les fleurs mâles, les bractées sont de même dilatées en écussons portés sur des pédoncules.

Les Zamiées vivantes et fossiles sont réparties dans de nombreux genres caractérisés principalement par la forme

des folioles et dont nous citons seulement les principaux.

Zamites Brgt. Folioles insérées au pétiole par une callosité (Lias-Miocène).

Dioonites Bornem. Folioles insérées par une large base.

Nilssonia Brgt. Feuilles pinnatipartites, c'est-à-dire folioles soudées entre elles sur la plus grande partie de leur étendue. Trias supérieur, Lias.

Otozamites Braun. Folioles imbriquées, en forme de cœur, à nervures parallèles, non convergentes. Rhétien, Jurassique supérieur.

Podozamites Braun. Folioles imbriquées, très allongées, dirigées le long du pétiole ; nervures convergeant vers la pointe, qui est mousse. Rhétien, Crétacé inférieur.

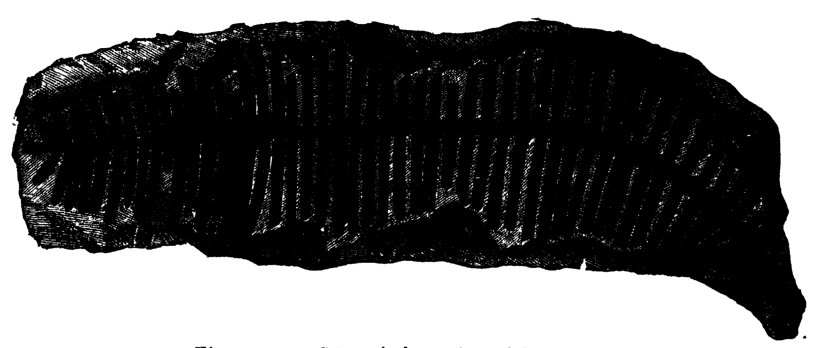


Fig. 599 — *Pterophyllum Jægeri* Brgt. Lias.

Pterophyllum Brgt. Folioles allongées, perpendiculaires à la nervure principale. Carbonifère, Wealdien.

Glossozamites Schimp. Folioles elliptiques, peu allongées, à nervures parallèles. Jurassique de l'Inde, Wealdien d'Europe.

Sphenozamites Brgt. Nervation en éventail, bords de la foliole découpés. Jurassique.

M. Renault a établi une famille spéciale, celle des Cycadoxylées, pour trois genres où l'écorce ne présente jamais de cicatrices foliaires; ce sont *Cycadoxylon* R., *Colpoxylon* R. et *Medullosa* Cotta (ss. str.). La plupart des auteurs pensent que dans ces troncs la partie externe de l'écorce n'a pas été conservée, et que la structure interne, très voisine de celle des Cycadées actuelles, ne justifie pas la formation d'une famille distincte.

3e FAMILLE. — BENNETTITÉES.

Bennettites Caruth. (1) ressemble beaucoup aux Cycadées par l'ensemble de son port ; quelques différences se voient ce-

(1) De Solms-Laubach. *Annals Bot.* V. 1891. — Lignier, C. R., 1893.

pendant dans la tige, mais ce sont surtout les organes reproducteurs qui présentent les particularités les plus intéressantes. Les rameaux fertiles, entourés de bractées à leur base, se terminent par un renflement hémisphérique. Sur ce renflement les ovules isolés sont supportés par de longs pédoncules ; d'autres pédoncules plus allongés et stériles, dépassent les ovules et se terminent chacun par une tête dilatée ; les écussons ainsi formés se rejoignent et forment tous ensemble une enveloppe fermée qui protège les ovules situés à son intérieur : ceux-ci ont un bord micropylaire effilé qui s'engage dans une dépression ménagée entre les écussons. Il existe ainsi une angiospermie apparente qui n'a rien de commun du reste avec celle qu'on observe chez les véritables Angiospermes. Les ovules, orthotropes, ont permis de reconnaître l'embryon, ce qui n'arrive jamais chez les Cycadées et les Zamiées, où la fécondation se fait après que la graine est tombée de la plante. La plantule possède *deux cotylédons*, fait non moins exceptionnel. — Jurassique, Crétacé inférieur.

3e Classe. — CONIFÈRES.

Les carpelles naissent par deux à l'aisselle des bractées du rameau fertile et se soudent par leurs bords ; chaque paire forme ainsi une fleur, et le rameau fertile est un épi.

1re FAMILLE. — SALISBURIÉES.

Pistil non soudé à la bractée mère. Pas d'arille. Pas de cône.

Les Salisburiées remontent probablement au Houiller inférieur : *Ginckophyllum* Sap., à feuilles bilobées, se rencontre depuis ce terrain jusqu'au milieu du Jurassique. Le genre *Salisburia* lui-même se trouve dans le Permien de l'Oural, dans l'Infralias d'Australie : on l'a trouvé avec ses fructifications dans le Jurassique supérieur de Sibérie ; l'espèce actuelle, *Salisburia adiantifolia* Sm. (*Gincko biloba* Kämpf.), est déjà représentée dans le Tertiaire avec une aire de répartition pour ainsi dire universelle. Ces formes ont des feuilles profondément bilobées, dont les lobes pouvaient eux-mêmes se subdiviser moins profondément. A côté d'elles, il en a existé d'autres où le limbe était profondément découpé ; ainsi dans *Baiera* Braun du Réthien, la feuille, très divisée, rappelait celle des Palmiers ; celle de *Rhipidopsis* Schalh. ressemble à la feuille de Marronnier. D'autres formes plus anciennes, comme *Dicranophyllum* Gr. E. du Houiller, à limbe deux fois bifurqué très rétréci, et *Trichopitys* Sap. du

Permien, ont des fructifications un peu différentes et sont rapportées avec doute à cette famille.

2e FAMILLE. — TAXINÉES.

Pistil non soudé à la bractée mère. Pas de cône : une arille.

Les Ifs sont des plantes des régions froides et tempérées de la zone boréale. Ils ne peuvent être communs à l'état fossile, habitant surtout les montagnes. *Taxus* L. apparaît dans l'Éocène

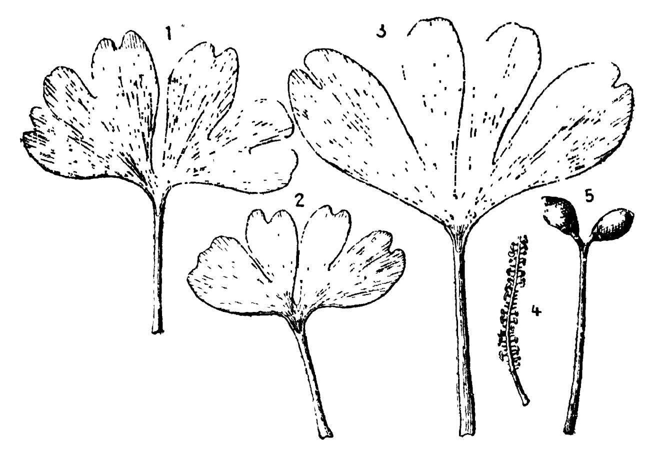


Fig. 600. — Ancêtres éloignés du Gincko. — 1, 2, *Salisburia Huttoni* Sternb. Bajocien de Scarborough ; 3-5, *S. pseudo-Huttoni* Heer. Oolite de la Sibérie Orientale ; 3, feuilles ; 4, chaton mâle ; 5, appareil femelle portant deux ovules (× 1/2) (de SAPORTA).

inférieur de l'île de Mull, et *Torreya*, l'If du Japon, se retrouve dans le calcaire de Meximieux et les cinérites du Cantal (Pliocène). *Podocarpus*, qui représente actuellement le groupe dans les pays chauds, est plus commun, à partir du Crétacé moyen.

3e FAMILLE. — CUPRESSINÉES.

Pistil soudé à la bractée mère jusqu'à son sommet. Les bractées mères sont verticillées. Feuilles verticillées ou simplement opposées.

Les premières Cupressinées connues sont les *Widdringtonites* Endl. du Keuper, semblables aux *Winddringtonia* Endl. actuels localisés dans l'Afrique australe. Dans ces plantes les feuilles ne sont pas régulièrement opposées et sont toutes semblables, tandis que les écailles des cônes fructifères sont disposées en

verticilles de quatre. Il est naturel de considérer cette forme à disposition irrégulière comme le type primitif d'où sont dérivées les autres formes par une spécialisation très simple (Saporta). *Widdringtonia* se retrouve en Europe dans le Kimmeridgien, l'Éocène et l'Oligocène.

Phyllostrobus Sap. a les fruits formés de 4 valves comme *Widdringtonia*, mais ici les feuilles sont disposées quatre par quatre et imbriquées.

Chez toutes les autres Cupressinées, les feuilles sont disposées en verticilles de deux ou trois, parfois jusqu'à cinq chez *Juniperus*. Elles sont plus ou moins concrescentes avec le rameau, au moins à la base. Le rameau lui-même peut s'aplatir, alors les feuilles sont de deux sortes : les feuilles faciales sont aplaties et accolées aux rameaux, tandis que les latérales enveloppent en partie les précédentes. A ce type se rapporte *Callitris*, abondant dans le Tertiaire en Europe jusqu'au Tortonien et vivant actuellement en Algérie.

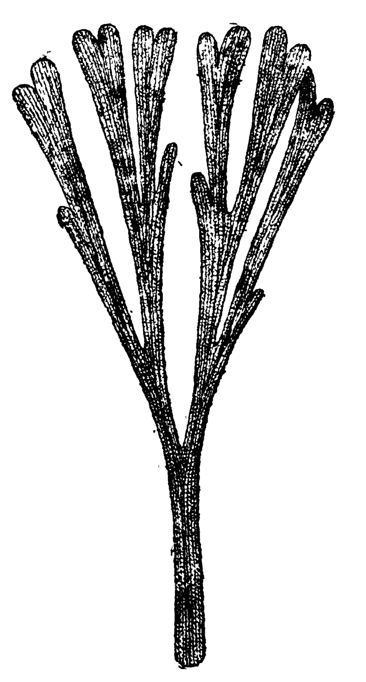


Fig. 601. — *Baiera Raymondi* Ren. Permien.

Libocedrus Endl. se rencontre d'abord dans le Crétacé inférieur du Groenland, puis dans le Cénomanien de Bohême ; on le revoit ensuite en France dans le Tongrien, et il a disparu de l'Europe après le Miocène moyen et on ne le rencontre plus qu'au Chili.

Les genres *Juniperus*, *Thuya*, *Biota*, *Chamæcyparis*, ont suivi une marche analogue. Les deux premiers se trouvent au Groenland dans le Crétacé (système d'Atané) et les autres dans l'Éocène.

Juniperus seul croît encore spontanément dans nos pays.

Cupressus, plus rare dans le Tertiaire de l'Europe, vient aussi du Nord et ne se maintient actuellement en Europe que par la culture. Toutes ces Cupressinées sont abondantes surtout dans les schistes oligocènes d'Aix et d'Armissan et dans l'ambre des provinces baltiques.

4e FAMILLE. — TAXODINÉES.

Pistil et bractée mère soudés ; la bractée mère est moins développée que le pistil.

Les[1] Taxodinées datent probablement du Trias, si le genre *Voltzia* Brgt., très répandu dans les grès bigarrés, appartient bien à cette famille. Il est caractérisé par le dimorphisme très



Fig. 602. — *Voltzia heterophylla* Sch. Trias inférieur (FRAAS).

prononcé de ses feuilles : les unes sont falciformes, aiguës, les autres linéaires, aplaties et ressemblent à celles des *Abies*. Les cônes des *Voltzia* ont des écailles peu serrées, imbriquées ; chacune a son bord découpé et porte *plusieurs* ovules, ce qui est un caractère distinctif des Taxodinées.

D'autres Taxodinées se rencontrent dans le Jurassique : tels sont *Leptostrobus* Herr., *Swendenborgia* Nath., etc. Parmi les formes actuellement vivantes, *Sequoia* et *Glyptostrobus* ont fait leur apparition dans le Crétacé inférieur d'Atané (Groenland)

d'où ils ont rayonné sur l'Europe, et celui du Potomac, où ils sont représentés par cinq espèces. Les *Sequoia* du Tertiaire, à partir du calcaire grossier, sont tout à fait semblables aux *S. sempervirens* ou *S. gigantea*, les géants du règne végétal, localisés actuellement en Californie et dans la Sierra Nevada. Ces plantes, qui aiment les localités humides, ont supplanté peu à peu les Cupressidées, et sont rejointes par *Taxodium*, apparu dans le Groenland au début du Tertiaire. Ces trois genres ont persisté en Europe jusqu'au Pliocène (Meximieux).

5e FAMILLE. — ARAUCARIÉES.

Pistil soudé à la bractée mère, mais celle-ci est plus développée que l'écaille ovulifère. Les bractées mères sont en spirale.

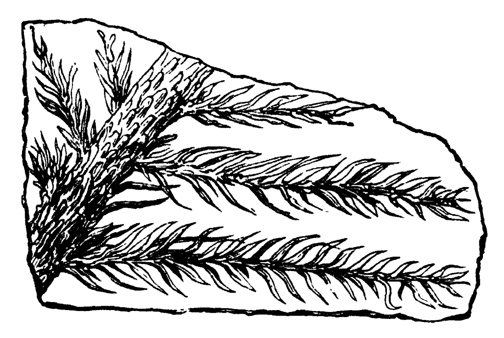


Fig. 603. — *Walchia piniformis* Schlot. Permien.

Le plus ancien genre d'*Araucariées* est *Walchia* Sternb. du Permien. C'était un arbre de très grande dimension, ayant le port de l'*Araucaria excelsa* de l'Australie. Les rameaux portent des feuilles falciformes uninerviées, disposées en spirale, et de plus des ramules pennés. Les cônes, de grande dimension, ne sont pas toujours bien connus, et conduiront peut-être à répartir les espèces dans des genres différents. Chez *Walchia filiciformis*, on voit que chaque écaille porte un seul ovule, ce qui est un caractère des *Araucaria*.

Ullmannia, voisin du précédent : des feuilles volumineuses en spirale, très imbriquées.

Albertia, du Trias inférieur des Vosges, avait le port des *Dammara* actuels.

Le genre actuel *Araucaria* fait son apparition dans le Jurassique moyen, en France et en Angleterre. On le retrouve dans le Crétacé inférieur et le Turonien. Il a quitté l'Europe après

l'Éocène. Un genre curieux, *Doliostrobus*, intermédiaire entre *Araucaria* à qui il ressemble par les feuilles dimorphes, et *Dammara*, dont il a les fructifications, a persisté en Europe après la disparition des *Araucaria* jusqu'après le Miocène.

6e FAMILLE. — ABIÉTINÉES.

Pistil non soudé à la bractée mère. Feuilles portées par des rameaux avortés situés à l'aisselle de feuilles converties en écailles.

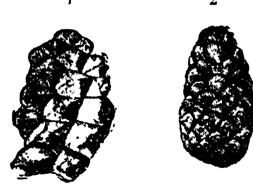


Fig. 604. — Cônes de Pins. — 1, *Pinus palæopinea* Sap. Miocène supér. d'Auvergne. — 2, *P. Salzmanni* Dun., Pliocène de l'Hérault (× 1/3) (de SAPORTA).

Les Abiétinées les plus anciennes sont représentées par des graines analogues à celles des Pins, trouvées dans le Rhétien de Scanie et dénommées *Pinites Nilssoni* Nath. Des feuilles de Pins se retrouvent ensuite dans le Bajocien au Spitzberg ; dans cette espèce, les aiguilles sont associées par 5. Le genre *Pinus*, issu, comme les autres Conifères, des régions arctiques, a fait très tôt son apparition en Europe, car on le trouve déjà dans le Néocomien, au Havre, en Belgique ou en Angleterre; il est représenté par des cônes parfois

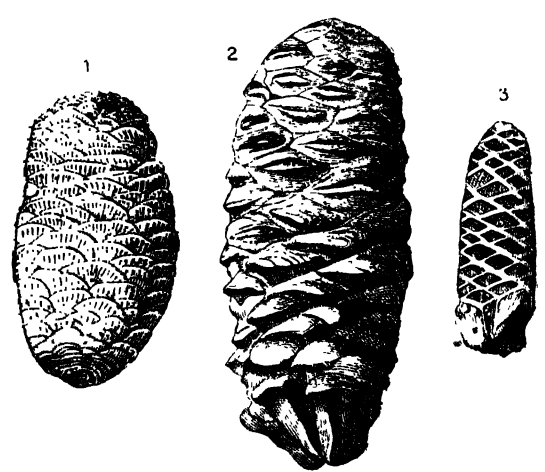


Fig. 605. — Cônes d'Abiétinées du Cretacé inférieur du Havre. — 1, *Cedrus Lennieri* Sap. — 2, *Pinus mammilifer* Sap. — 3, *P. Parsyi* Sap. Cône dépouillé de ses écailles (× 1/2) (de SAPORTA).

remarquablement conservés ou moulés en creux. Le Pin reste abondant dans le Tertiaire (12 espèces à Aix, autant à Armissan).

On trouve, associées à cette époque, les espèces actuellement indigènes et celles qui ont émigré dans des régions plus chaudes.

Les Sapins, les Mélèzes et les Cèdres datent aussi du Jurassique; le Rhétien de Scanie fournit un cône intermédiaire entre ceux des Mélèzes et des Cèdres (*Protolarix Lundgreni* Nath.). *Tsuga* et

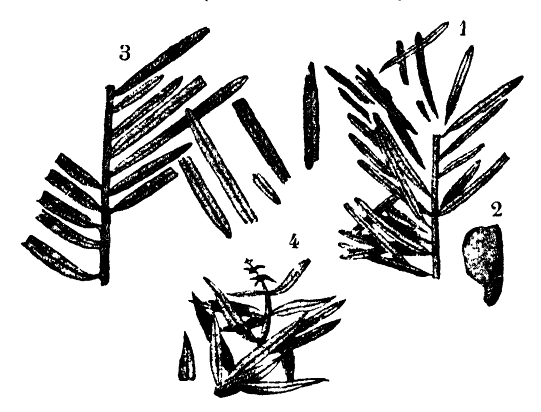


Fig. 606. — Ancêtres des Sapins. — 1, *Abies Saportana* Rez. Miocène supérieur de Cerdagne. 2, sa graine. — 3. *Abies Ramesi* Sap. Cinérites du Cantal; 4, forme ancestrale de *Juniperus drupacea* Labill., de Cerdagne (× 1/2) (de SAPORTA).

Abies apparaissent dans le Jurassique moyen du Spitzberg et de la Sibérie. *Cedrus* et *Picea* se rencontrent dans le Néocomien de la Louvière (Belgique). Les espèces actuelles, *Picea excelsa*, *Abies pectinata*, ont pris naissance séparément dans la région arctique dans l'Éocène (Terre de Grinnel, 81°44).

4e Classe. — GNÉTACÉES.

Chaque carpelle est porté à l'aisselle d'une bractée; il est fermé et enveloppe l'ovule unique qu'il porte. Il est encore dépourvu de stigmate.

Les Gnétacées montrent un curieux mélange de caractères propres les uns aux Gymnospermes, les autres aux Angiospermes. Elles ressemblent aux premières par le fait que la tige s'accroît par une seule cellule, par la présence d'un seul ovule orthotrope, unitégumenté, sauf chez *Gnetum*, sur une paire de carpelles, par le développement du sac embryonnaire en endosperme. Mais d'autre part, les formations secondaires présentent, outre les trachéides propres aux Gymnospermes, des vaisseaux encore aréolés, mais où les cloisons obliques ont de larges perforations; l'ovule s'insère sur la face ventrale du carpelle, qui l'enveloppe complète-

ment. De plus, les archégones sont réduits à leurs oosphères. On est donc en présence d'un terme de passage des plus nets.

L'origine des Gnétacées doit être recherchée dans les Calamodendrées, comme nous l'avons montré à propos de ces dernières plantes.

Des genres actuels, un seul, *Ephedra*, se rencontre à l'état fossile, dans l'ambre des provinces baltiques.

Embranchement IV PHANÉROGAMES.	ÈRE PRIMAIRE.				ÈRE SECONDAIRE.						ÈRE TERTIAIRE.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
S. E. I. GYMNOSPERMES																
Cl. I. CORDAÏTÉES																
Cl. II. CYCADINÉES																
Cycadées																
Zamiées																
Bennettitées																
Cl. III. CONIFÈRES																
Salisburiées																
Taxinées																
Cupressinées																
Taxodinées																
Araucariées																
Abiétinées																
Cl. IV. GNÉTACÉES																

2e Sous-Embranchement. — ANGIOSPERMES.

Phanérogames dont les ovules sont protégés dans une cavité close formée par les carpelles. Tige s'accroissant par trois groupes de cellules initiales qui donnent séparément le cylindre central, l'écorce et l'épiderme. Le sac embryonnaire ne donne pas d'endosperme, et l'archégone est réduit à l'oosphère et deux cellules.

1re Classe. — MONOCOTYLÉDONES.

Graines pourvues d'un seul cotylédon. En général, pas de formations secondaires; quand elles existent, elles ne sont pas formées par une assise génératrice intercalée entre le bois et le liber; feuilles ordinairement à nervation subparallèle, dépourvues de stipules. Fleurs disposées suivant le type 3.

La détermination des débris fossiles de Monocotylédones pré-

sente de grandes difficultés : le plus souvent ces débris sont des empreintes de feuilles, qu'il n'est pas toujours possible de distinguer des folioles des Fougères ou des Cycadées, lorsqu'elles ne se rapportent pas à des types actuellement existants. Cela est vrai surtout pour les représentants les plus anciens du groupe. C'est le cas, par exemple, des genres *Dichoneuron* du Permien de Russie, *Œthophyllum* du Trias des Vosges, des *Bambusium* du Keupfer et du Lias de Suisse, des *Yuccites* de l'Hettangien, rapportés avec doute par M. de Saporta aux Bennettitées, pour ne parler que des formes où l'attribution aux Monocotylédones est quelque peu vraisemblable. La même incertitude subsiste pour beaucoup de formes crétacées et tertiaires.

M. de Saporta décrit un *Rhizocaulon* (*R. vetus*) dans le Ptérocérien du Portugal, et dans le Néocomien de Torres Vedras un *Alismacites*.

Les plus anciennes Monocotylédones authentiques sont des *Zosterites* et des *Poacites* trouvées dans les couches de Cercal (Portugal), en compagnie de Fougères et de Lycopodiacées d'affinités wealdiennes. M. de Saporta, qui a décrit tout récemment la flore de ce gisement, le rapporte à l'Urgonien.

Les Monocotylédones sont nombreuses, mais difficilement déterminables, dans le Crétacé du Groenland ; on trouve dans les couches de Kome (Crétacé inférieur) des *Poacites* et des *Cyperacites*. Dans la zone supérieure des couches d'Atané se trouvent une Graminée (*Arundo groenlandica* Hr.), une Typhacée (*Sparganium cretaceum* Hr.), etc.

A partir du Turonien, les débris sont plus déterminables et montrent que les principales séries actuelles étaient déjà constituées; c'est ainsi qu'on connait, à Gosau et dans les lignites de Fuveau, un Palmier (*Flabellaria longirhachis* Heer), des Typhacées, des Pandanées, des fruits de Nipacées, etc.

1er Ordre. — GRAMININÉES.

Pas de corolle. Ovaire supère.

GRAMINÉES. — *Arundo* et *Phragmites* sont trouvées en Europe dans le Crétacé supérieur. Huit genres en tout sont connus dans le Tertiaire. *Bambusa* en particulier était commun en France à l'époque pliocène.

CYPÉRACÉES. — Nombreux *Carex*, *Scirpus*, *Cyperus* (assez douteux) dans le Tertiaire.

LEMNACÉES. — Quoique aquatiques, les Lemnacées fossiles ne sont pas communes. *Protolemna* Sap., du Crétacé inférieur de Cercal, est douteux comme Monocotylédone. Des *Lemna* sont connus dans les couches de Laramie et le Miocène.

AROÏDÉES. — Crétacé supérieur (?) et Tertiaire (?).

TYPHACÉES. — *Typha* et *Sparganium*, plantes aquatiques, sont assez communes dans le Tertiaire.

PANDANÉES. — On a décrit dans le Kimmeridgien, sous le nom de *Goniolina*, un spadice ayant une certaine analogie avec les Pandanées actuelles. Celles-ci se rencontrent depuis le Turonien, mais restent rares dans le Tertiaire des régions tempérées.

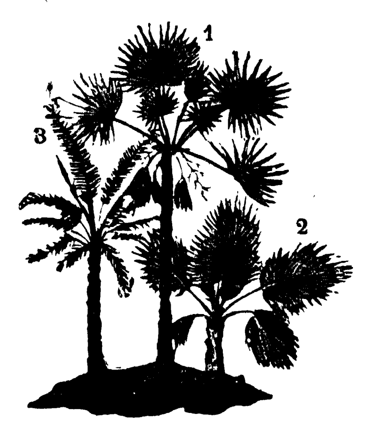


Fig. 607. — Palmiers du Miocène d'Europe. — 1, *Flabellaria Rüminiana* Hr. — 2, *Sabal major* Ung. — 3, *Phœnicites spectabilis* Ung. (de SAPORTA).

2e Ordre. — JONCINÉES.

Corolle sépaloïde. Ovaire supère.

PALMIERS. — Le plus ancien Palmier, comme nous l'avons vu, date du Turonien. On en retrouve un grand nombre en Amérique dans le Crétacé supérieur de Laramie. Ces plantes deviennent très abondantes en Europe dans tout le Tertiaire. La plupart étaient d'assez petite taille, mais pouvaient avoir des feuilles très étendues. Les genres *Phœnix*, *Chamærops*, *Sabal*, *Flabellaria*, ont de nombreux représentants. On trouve non seulement leurs feuilles, facilement fossilisées, mais aussi leurs graines, et en particulier les *Nipadites*, communs dans l'Eocène.

JUNCACÉES. — *Juncus*, dans le Miocène d'Œningen.

3e Ordre. — LILIINÉES.

Corolle pétaloïde. Ovaire supère.

ALISMACÉES. — *Alisma*, *Butomus*, *Hydrocleis*, dans le Tertiaire.

Les LILIACÉES proprement dites sont peu représentées à l'état fossile : les *Smilacées* sont plus abondantes. *Smilax* est commun depuis l'Oligocène d'Aix et n'a quitté l'Europe qu'après le Pliocène (45 espèces).

DRACŒNACÉES — Ce sont les seules Monocotylédones pourvues de formations secondaires. Les *Dracœna*, à feuilles caduques, ont laissé beaucoup de débris dans le Tertiaire, en particulier à Aix et à Armissan. *Dr. Narbunnensis* avait de grandes feuilles pouvant atteindre 1 mètre de longueur. *Yucca* est beaucoup moins commun : on en connaît une tige dans le Calcaire grossier parisien.

4e Ordre. — IRIDINÉES.

Corolle pétaloïde. Ovaire infère.

AMARYLLIDÉES. — *Agave*, dans le Tertiaire.

IRIDÉES et BROMÉLIACÉES. — *Iris* et *Bromelia*, chacun une espèce dans le Miocène d'Œningen.

2e Classe. — DICOTYLÉDONES.

Embryon pourvu de deux cotylédons. Ordinairement, il existe des formations libéro-ligneuses dues à une assise intra-libérienne;

les feuilles ont ordinairement la nervation pennée, et les fleurs ne sont pas construites sur le type 3.

En Europe, les premières Dicotylédones déterminables avec certitude se rencontrent dans le Crétacé inférieur. Les couches de Buarcos et de Nazareth, dans le Portugal, sont rapportées par M. de Saporta à l'Albien, mais elles contiennent aussi des espèces wealdiennes, comme *Sphenopteris Mantelli*. Ces Dicotylédones sont des *Aralia*, un *Salix*, un Sassafras, une Nymphéacée (*Brassenia*) et un fruit (*Peucedanites*) que M. de Saporta croit pouvoir rapporter aux Ombellifères.

Les couches du Potomac, en Amérique, sont peut-être d'un niveau un peu inférieur (Néocomien?). Elles contiennent un mélange curieux de formes wealdiennes (*Sph. Mantelli*, *Equisetum Lyelli*, etc.), avec des formes trouvées ailleurs plus haut par exemple dans le Cénomanien du Groenland. Mais la plus grande partie des végétaux trouvés dans ce riche gisement sont spéciaux (300 sur 315). Ils comprennent 29 genres de Dicotylédones appartenant aux groupes les plus variés : ce sont des Acacias, des Figuiers, des Saules, des Chênes, des Ormes, des Vignes, etc., que M. Fontaine rapproche des genres vivants sans affirmer leur identité ; il les appelle par exemple *Araliæphyllum*, *Aceriphyllum*, *Eucalyptophyllum*, etc. Les couches supérieures du gisement contiennent cependant des genres actuels, comme *Sassafras*, *Ficus*, *Aralia*, *Bombax*, etc. Quelques formes que M. Fontaine avait considérées comme présentant des caractères archaïques sont discutées par Schenk et considérées par lui comme insuffisamment déterminées.

Les Dicotylédones se retrouvent ensuite dans le Cénomanien de Bohême, où elles sont représentées par des Myricées, des Platanées, des Protéacées et des Myrtacées.

1er Ordre. — APÉTALES SUPÉROVARIÉES.

Urticées. — *Urtica*, dans le Tertiaire.

Morées. — Le seul Mûrier fossile connu se trouve dans les cinérites pliocènes du Cantal.

Ficacées. — Les Figuiers datent du Crétacé inférieur : *Ficophyllum* Font., et *Ficus* dans les couches du Potomac. Ils sont un peu plus communs dès le début du Tertiaire.

Celtidées. — Les *Celtis* (Micocouliers) ne paraissent pas avoir une origine arctique. Ils apparaissent dans l'Éocène supérieur du Tarn.

Ulmacées. — Des Ormes apparaissent dans le Crétacé inférieur du Potomac (*Ulmiphyllum* Font.) et dans le Crétacé supérieur du Groenland (couches de Patoot).

Les espèces actuelles de l'Europe ont apparu un peu plus tard dans la zone arctique, et ont fait leur apparition en Europe à l'époque du Miocène d'Œningen.

Platanées. — Les Platanes semblent dater du Crétacé inférieur du Potomac (*Platanophyllum* Font.). On en trouve dans le Cénomanien arctique. Leur phylogénie a été étudiée par Janko par un procédé analogue à celui que nous indiquerons pour les Chênes. Les formes les plus anciennes (Crétacé) n'ont qu'une nervure principale, et les feuilles sont simples ; puis, vers la fin du Crétacé et dans l'Éocène apparaissent les formes trilobées à trois nervures ; les formes à cinq lobes et à cinq nervures se rencontrent à partir du Miocène.

Les Protéacées sont souvent de grands arbres limités aujourd'hui à l'Afrique australe et à l'Australie. Ils ont été très abondants à l'époque tertiaire en Europe (18 genres, notamment *Protea*).

Les Myricacées, réduites aujourd'hui a une seule espèce européenne, ont joué un certain rôle pendant le Tertiaire. *Camptonia*, vivant actuellement dans la Caroline, a été trouvé dans tous les terrains à partir du Cénomanien. *Myricæphyllum* Fontaine, dans le Crétacé inférieur du Potomac.

Salicinées. — Les Peupliers sont parmi les plus anciennes Dicotylédones connues : *Populus primæva* Heer se rencontre en effet dans les couches de Kome (Groenland) qui semblent appartenir au Néocomien, et *Populophyllum* Fontaine a été trouvé dans le Néocomien du Potomac. Le Crétacé supérieur d'Atané renferme quatre espèces de *Populus*. Les Trembles ont pris naissance séparément dans la zone arctique. Le Saule le plus ancien date du Cénomanien de Bohême (*Salix perucensis* Velen) ; il a été précédé par *Saliciphyllum* Font. dans les couches du Potomac.

2e Ordre. — APÉTALES INFÉROVARIÉES.

Les Bétulacées se divisent en deux séries, les Aunes et les Bouleaux, distincts et associés depuis l'époque la plus reculée : dans la craie supé-

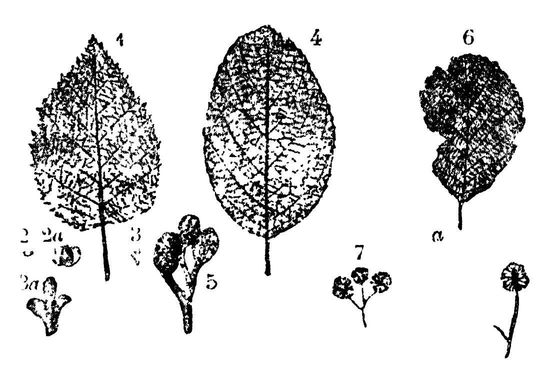


Fig. 607. — Ancêtres des Aunes et des Bouleaux actuels. — 1-3, *Betula macrophylla* Gœpp. (tértiaire d'Islande), ancêtre de *B. alba* L. 1, feuille ; 2, 2*a*, samare ; 3, 3*a*, écaille fructifère. — 4, 5, *Alnus Sporadum* Ung. (Aquitanien de Manosque), ancêtre de A. *subcordata* A. Mey. 4, feuilles ; 5, strobiles. — 6-8, *Alnus Aymardi* Sap. Pliocène de Cessac (Haute-Loire), ancêtre de *A. glutinosa* L. 6, feuilles ; 7, 8, strobile ; *a*, écaille détachée (× 1/3) (de Saporta).

rieure du Groenland se rencontrent en effet *Alnus* et *Betula* qui ont pénétré en Europe dès l'Éocène inférieur et qu'on retrouve par exemple à Aix, à Saint-Zacharie, à Armissan, etc. L'espèce actuelle la plus commune du Bouleau, *Betula alba* L., prend naissance, comme le groupe dans son ensemble, dans l'extrême nord, au début de l'Éocène.

CORYLACÉES. — On a trouvé dans l'Éocène inférieur de l'île de Mull (Écosse) des formes intermédiaires entre les Charmes et les Noisetiers, qui vivent encore actuellement. Les genres *Carpinus* et *Ostrya* se sont fixés en Europe pendant l'Oligocène (Aix), *Corylus* y a fait son apparition un peu plus tard, au début du Miocène.

FAGINÉES. — L'origine des Hêtres remonte jusqu'à la craie cénomanienne en Europe et en Amérique dans la région arctique. Les formes des deux continents sont encore presque semblables pendant l'Aquitanien, et divergent depuis cette époque. La filiation de l'espèce actuelle, *Fagus sylvatica*, a été suivie avec le plus grand soin par M. de Saporta et M. Flische.

CASTANINÉES. — *Dryophyllum*, répandu depuis le Crétacé supérieur d'Aix-la-Chapelle jusqu'au Tongrien de Ligurie, est la forme ancestrale commune des Châtaigniers et des Chênes : les premiers en

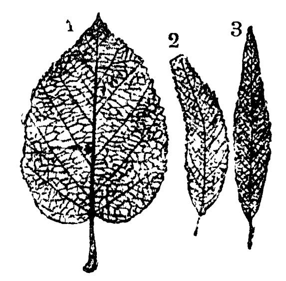


Fig. 608. — Corylacées de l'Aquitanien de Menat (P. de D.). — 1, *C. MacQuarii* Hr. — 2, *Salix Lamotii* Sap. — 3 *S. coriacea* Sap. (× 1/4) (de SAPORTA).

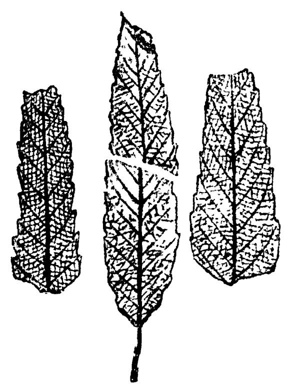


Fig. 609. — *Castanea arvernensis* Sap. Aquitanien de Menat, ancêtre du Châtaignier Européen (× 1/4) (de SAPORTA).

sont restés beaucoup plus voisins. Les *Dryophyllum* de l'Éocène inférieur et de Sézanne se rapprochent des Châtaigniers par des étapes très rapprochées. Dès le début de l'Éocène, les ancêtres directs de *Castanea vulgaris* et de *C. pumila* se rencontrent dans la zone arctique du Groenland et de l'Alaska (*C. Ungeri* Heer) et on retrouve ce type à peine modifié à Armissan, à Menat, etc.

QUERCINÉES. — La phylogénie des Chênes a été suivie avec un soin très grand par divers auteurs, en particulier MM. de Saporta, von Ettinghausen et Kasan. Ces derniers ont comparé aux formes fossiles les feuilles anormales des rejets qui apparaissent tantôt après les gelées, tantôt après la destruction des pousses normales par les hannetons.

L'origine commune de tous les Chênes a été cherchée dans le genre *Dryophyllum*, qui a donné naissance au début à un petit nombre de types à feuilles très peu découpées. Il existe encore à l'époque actuelle des formes intermédiaires entre les Châtaigniers et les Chênes, même au point de vue de la conformation des organes reproducteurs. L'une de ces formes, *Pasiana* Miq., est assez voisine du Châtaignier à feuilles persistantes, *Castanopsis*. Elle se rencontre associée à *Dryophyllum*, l'ancêtre commun des Châtaigniers et des Chênes, dans le Crétacé supérieur et dans l'Eocène inférieur. Néanmoins, des empreintes du Crétacé inférieur du Potomac ont été rapprochées par M. Fontaine des Chênes, et appelées *Quercophyllum*. De vrais *Quercus* se trouvent dès le Sénonien de Westphalie et de Groenland. Pendant le Tertiaire on rencontre en Europe les formes à feuilles entières ou paucilobées (*Erythrobalanus*), analogues à des Chênes du Japon et de l'Inde, de l'Amérique, et aussi des Yeuses qui semblent avoir pris naissance dans l'Eu-

rope centrale et des Rouvres à feuilles lobées : ces derniers proviennent de la région arctique (couches d'Atané du Groenland, Éoc. inf.) et ont refoulé progressivement vers le sud les formes apparues auparavant.

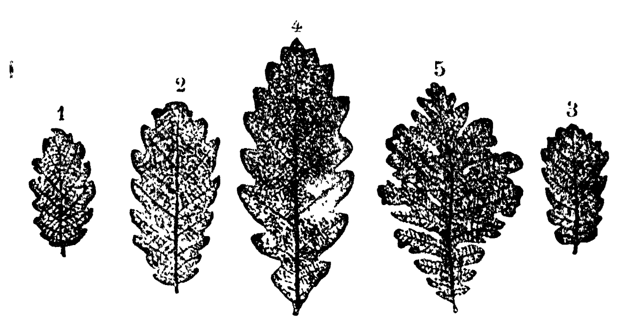


Fig. 610. — Quercinées. — A, formes ancestrales des *Cerris* et *Ilex*. 1, *Quercus diplodon* Sap. et Marion ; 2, *Q. Loozi* S. et M. ; 3, *Q. iliciformis* (Gypse d'Aix) ; 4, *Q. denticulata*, Miocène sup. de Cerdagne. — B, formes ancestrales des *Robur*. 1, *Q. pseudocastanea* Mass. ; 2, *Q. Lamottii* Sap. (Pliocène d'Auvergne) ; 3, *Q. Mirbeckii antiqua* Sap. (Miocène sup. d'Auvergne) (× 1/3) (de Saporta).

Juglandées. — Le Noyer (*Juglans*) date du Crétacé d'Atané. Il est associé dans l'époque tertiaire à *Engelhardtia*, forme actuellement américaine.

Aristolochiées. — Un *Aristolochia* douteux est décrit par M. de Saporta dans les couches de Cercal. Il est précédé par *Aristolochiæphyllum* Font. dans celles du Potomac.

3e Ordre. — DIALYPÉTALES SUPÉROVARIÉES.

Renonculacées. — Fruits de *Ranunculus* et de *Clematis* dans le Miocène d'Œningen et de Radoboj.

Magnoliacées. — *Magnolia* date aussi de la craie cénomanienne d'Europe, de la zone arctique et de l'Amérique. Grande espèce à Sézanne.

Liriodendron (Tulipier) est de la même époque dans la zone arctique et en Amérique. Il n'a quitté l'Europe qu'après le Pliocène. Il est probable que les premiers Tulipiers avaient des feuilles entières, et ne pouvaient guère être distingues génériquement des Magnolias (Holm).

Laurinées. — Les Lauriers, les Sassafras, les Camphriers et les Canneliers, exclus à peu près complètement de l'Europe, y ont été très abondants dans tout le Tertiaire, et se montrent dès le Crétacé moyen (Cénomanien d'Atané, Turonien de Bagnols). *Sassafras* est signalé par M. Fontaine dans les couches du Potomac.

Nymphéacées. — 15 espèces de Nymphéacées dans le Tertiaire. Les Nélombées, voisines des Nymphéacées, sont représentées par de beaux exemplaires de *Nelumbium*.

Malvoidées. — Les Bombacées (Baobab) apparaissent dans le Crétacé du Potomac (*Bombax*). Ils ont été très communs dans l'Oligocène d'Aix.

Les Tiliacées apparaissent dans le Crétacé supérieur de Laramie et dans l'Éocène de la Terre de Grinnel (82°) et du Spitzberg. Ils ne sont connus en Europe qu'à partir du Miocène supérieur (Styrie), ce qui peut s'expliquer par le fait que ces arbres fréquentent peu les endroits humides).

Euphorbiacées. — Des *Euphorbes* se voient dans la craie turonienne et le calcaire grossier parisien (*Euphorbiophyllum*). Des Buis (*Buxus*) dans le Pliocène de Meximieux et de Cerdagne.

Géraniacées. — *Geranium*, dans l'ambre.

Esculinées. — *Æsculus*, couches de Laramie, Miocène inférieur de l'Europe.

Acérinées. — Les Érables semblent être descendus des montagnes; ils sont peu communs dans les régions arctiques, même dans l'Éocène, et font leur apparition en Europe dans l'Oligocène (Aix, Armissan) et le Miocène. Néanmoins, *Aceriphyllum* Font. est signalé dans le Crétacé inférieur du Potomac, ainsi que *Sapindopsis* Font.

Légumineuses. — Les Légumineuses sont, parmi les fossiles végétaux, les plus difficiles à déterminer. Aussi leur histoire est-elle très confuse. Elles sont communes dans le Crétacé d'Atané, et représentées par des *Casses*, des *Colutea* et des *Dalbergia*. C'est dans l'Éocène inférieur et moyen d'Angleterre que ces plantes sont le plus abondantes; on y trouve en particulier *Acacia*, *Mimosa*, des Césalpiniées. *Acacia* est très commun à Aix et à Armissan, *Acaciæphyllum* Font. dans les couches du Potomac. Les Papilionacées sont

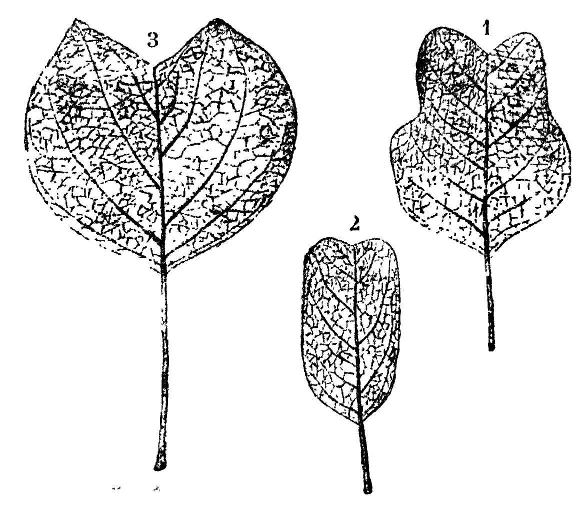


Fig. 611. — Tulipiers. — 1, 2, *Liriodendron Meeki* Heer, crétacé polaire, 3. *L. tulipiferum* L. actuel; feuille exceptionnellement entière (× 1/2) (de Saporta).

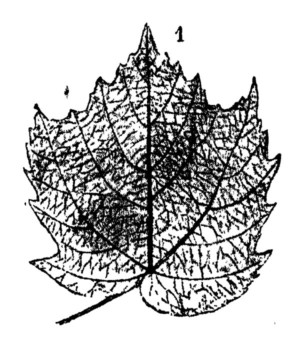
plus rares : *Cytisus*, *Colutea*, *Robinia* sont connus en Europe dans le Miocène.

Rosacées. — Les Rosacées sont très peu communes à l'état fossile, et leur histoire est fort obscure. Parmi les *Pomacées*, les plus anciens sont un *Prunus*, un *Sorbus* et un *Cratægus* de l'Éocène arctique et du groupe de Laramie, puis un *Pyrus* du Miocène supérieur. Un seul Rosier est connu à l'état fossile, c'est *Rosa Chareyri* Boulay des environs de Privas. *Amygdalus* est connu dans le Miocène d'Œningen.

Ilicinées. — *Ilex* apparaît dans le Crétacé d'Atané, et devient abondant à Armissan. Les Jujubiers (*Ziziphus*), limités aujourd'hui aux régions chaudes, apparaissent dans l'Éocène au Groenland et à Sézanne.

Ampélidées. — *Vitiphyllum* Font. dans les couches du Potomac. Les Vignes les plus anciennes déterminées avec précision datent de l'Éocène de Sézanne. On y trouve côte à côte *Cissus primæva* et *Vitis sezannensis* Mun.-Ch. Ce dernier, représenté avec sa tige et ses vrilles, peut être considéré comme un ancêtre de la Vigne cultivée actuelle (*V. vinifera*), mais plus analogue encore à une Vigne américaine (*V. riparia*). Un autre ancêtre moins éloigné

a été trouvé dans le Miocène supérieur de Charay (Ardèche), *V. prævinifera* Sap., presque semblable à la Vigne sauvage des Cévennes. Des pépins



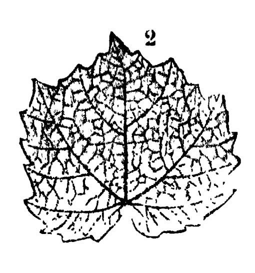


Fig. 612. — A, *Vitis sezannensis* Sap. Éocène inférieur de Sézanne ; 1, feuille normale (*V. Dutaillyi* Mun.-Ch.) ; 2, feuille plus courte correspondant à une variété (*V. Balbiani* Lem.) ; 3, fragment de cep ; 4, vrilles (de Saporta). — B, 1, *Vitis prævinifera* Sap. (Miocène de Charay, Ardèche), ancêtre de 2, *Vitis cebennensis* Jord., race sauvage actuelle des Cévennes. — C, *Vitis Salyorum* Sap. et Marion. Pliocène des environs de Marseille, ancêtre immédiat de la vigne cultivée (de Saporta).

de raisin, trouvés dans les palaffittes de Suisse, prouvent que la Vigne n'a pas quitté la région européenne pendant l'époque quaternaire.

4e Ordre. — DIALYPÉTALES INFÉROVARIÉES.

Liquidambarées. — Les *Liquidambar*, Saxifragées arborescentes, qui ne sont plus spontanées en Europe, viennent de la zone arctique (Éocène inférieur). Ils ne deviennent très abondants en Europe que dans le Miocène et le Pliocène.

Myrtacées. — *Myrtus* a été trouvé à Armissan.

Ombellifères. — Seulement 5 espèces dans le Tertiaire.

Araliacées. — *Aralixphyllum* Font., *Aralia* et *Hederæphyllum* Font. dans le Crétacé du Potomac. *Hedera* se rencontre dans la craie cénomanienne de Bohême et du Groenland.

Cornées. — *Cornus platyphylla* Sap., de l'Éocène inférieur de Sézanne, est remarquable par la grandeur de ses feuilles.

5e Ordre. — GAMOPÉTALES SUPÉROVARIÉES.

Éricacées. — 8 espèces dans le Crétacé supérieur et le Tertiaire : ce sont des *Erica*, *Andromeda*, *Vaccinium*, etc. *Erica*, dans le Miocène d'Œningen ; *Rhododendron*, Eocène, Miocène ; *Azalea*, Miocène de Croatie.

Solanées. — Un seul *Solanum*, Tertiaire.

Apocynées. — *Apocynophyllum*, Crétacé supérieur et Tertiaire. Les *Nerium* se rencontrent dès le Sénonien de Westphalie. *N. parisiense*, du calcaire grossier, se rapproche du *N. odoratum* L. actuel de Java.

Oléinées. — Les Oliviers sont rares à l'état fossile, ou du moins leurs restes sont très difficiles à déterminer avec précision. On en connaît cependant dès l'Oligocène d'Aix.

Les Frênes ont une origine arctique (Tertiaire) ; ils apparaissent en Amérique à l'époque de Laramie, et en Europe dans l'Oligocène d'Aix.

Scrofulariacées. — Deux *Verbascum* et un *Scrofularia* dans le Tertiaire.

6e Ordre. — GAMOPÉTALES INFÉROVARIÉES.

Rubiacées. — 27 espèces tertiaires (*Galium*, *Gardenia*, etc.).

Caprifoliacées. — Les Viornes se montrent dès le Cénomanien d'Amérique. Nombreuses espèces tertiaires, notamment *Viburnum giganteum* Sap. à Sézanne.

Composées. — Cette famille, la plus étendue du règne végétal à l'époque actuelle (10,000 espèces), ne comprend que 27 espèces fossiles tertiaires (*Silphites*, *Cypselites*, *Bidentites*, *Hyoserites*, etc.), assez différentes des formes actuelles.

Embranchement IV PHANÉROGAMES.	Ère primaire.				Ère secondaire.						Ère tertiaire.					
	Silurien.	Dévonien.	Carbonifère.	Permien.	Trias.	Lias.	Jurass. moy.	Jurass. sup.	Crétacé inf.	Crétacé sup.	Eocène.	Oligocène.	Miocène.	Pliocène.	Quaternaire.	Actuel.
S.-E. II. ANGIOSPERMES...																
Cl. I. **MONOCOTYLÉDONES**...																
O. I. GRAMINÉES...																
O. II. JONCINÉES...																
O. III. LILIINÉES...																
O. IV. IRIDINÉES...																
Cl. II. **DICOTYLÉDONES**...																
O. I. APÉTALES SUPÉROVARIÉES..																
O. II. APÉTALES INFÉROVARIÉES..																
O. III. DIALYPÉTALES SUPÉROVARIÉES...																
O. IV. DIALYPÉTALES INFÉROVARIÉES...																
O. V. GAMOPÉTALES SUPÉROVARIÉES...																
O. VI. GAMOPÉTALES INFÉROVARIÉES...																

Répartition géologique des Végétaux (1).

Si nous laissons de côté toutes les empreintes problématiques dont nous avons parlé à la fin du chapitre des Algues, et dont l'attribution au règne végétal doit être rejetée dans la plupart des cas, les premières plantes incontestables se rencontrent dans le *Silurien supérieur* de Cincinnati. Ce sont d'abord des ***Psilophyton*** (***P****. gracillimum* Daws., ***P****. cornutum* D.), puis des débris dont l'attribution générique est contestée, mais qui appartiennent en tous cas aux Équisétacées ou aux groupes voisins. Tels

(1) De Saporta, *Le Monde des plantes avant l'apparition de l'Homme*. — A. de Lapparent, *Traité de géologie*, 3e édition, 1893.

sont : *Annularia Rœmingeri* et *Sphenophyllum primævum* Daws.

La rareté des fossiles végétaux à cette époque s'explique d'elle-même par la faible étendue des continents émergés.

Le *Dévonien* est déjà riche en végétaux. Ce sont tout d'abord des Algues de grande dimension, dont on connaît le tissu silicifié, puis des Fougères, des Lycopodinées, des Équisétinées et enfin des Cordaïtes. *Psilophyton* est la forme la plus commune; elle atteint son apogée dans le Dévonien moyen.

En outre de ce genre important, le Dévonien inférieur n'a guère fourni jusqu'ici que des Algues (*Halyserites*) et des formes voisines des *Stigmaria*, le genre *Arthrostigma* Daws. Dans le Dévonien moyen apparaissent les *Lepidodendron*, encore de petite taille, et les Fougères (*Hymenophyllum*, *Archæopteris*). Le Dévonien supérieur est riche en Fougères (*Caulopteris*, *Cyclopteris*, *Nevropteris*, *Sphenopteris*), en Lépidodendrées, en Sigillariées (*Cyclostigma*, *Arthrostigma*), en Équisétinées (*Calamites*) et présente enfin des Gymnospermes inférieures (*Cordaites*).

Le système *Carbonifère* est le règne des Cryptogames vasculaires. Ces plantes, favorisées par un climat chaud et humide, ont acquis une richesse de forme et une puissance de dimensions qui n'ont fait depuis que décliner rapidement. Mais en même temps les Gymnospermes continuaient leur évolution et étaient abondamment représentées. Nous renvoyons aux ouvrages de Géologie pour l'étude de la formation de la *houille*, due à l'accumulation dans les lagunes des débris végétaux. Les variations des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes ont été très rapides, et grâce à l'uniformité du climat, les mêmes espèces occupaient en même temps de vastes régions. Par suite l'ordre de succession des flores est constant et l'examen d'un nombre suffisant de plantes d'un même gisement permet de déterminer avec précision la position stratigraphique de ce gisement.

Geinitz en 1865, et plus récemment et avec plus de précision et de détail M. Grand'Eury, ont déterminé la classification des assises carbonifères d'après la flore. M. Grand'Eury a montré qu'il fallait tenir compte, non pas de l'apparition des espèces, qui d'ailleurs n'est pas connue toujours avec rigueur, mais de la prédominance ou de la disparition des formes, de sorte que la flore spéciale de chaque zone est déterminée par tout un ensemble de caractères. Il a été conduit à diviser l'époque carbonifère en 3 phases, subdivisées chacune en 3 zones.

Nous indiquerons ici seulement les 3 grandes divisions :

1re Phase : *Carbonifère inférieur* ou *Culm*. Au début, beaucoup de formes dévoniennes persistent, en particulier *Archæopteris*.

Prépondérance des *Sphenopteris*, des *Cardiopteris*, des Lépidodendrées et des Calamodendrées (*Bornia*). A la fin de la période apparaissent les Sigillaires.

2e Phase : *Houiller inférieur* ou *Westphalien* de M. de Lapparent. Abondance des Sigillaires, surtout des formes à côtes (*Rhytidolepis*), des *Alethopteris* et *Nevropteris*. Les Lépidodendrées décroissent (*Ulodendron*); les *Cordaites* les remplacent.

3e Phase : *Houiller supérieur* ou *Stéphanien*. Abondance des Pécoptéridées et des Cordaïtes. Les Annulariées, d'abord très abondantes, décroissent à la fin de la période, ainsi *Sphenophyllum* et *Odontopteris*, et sont remplacées par *Calamites gigas* et *Calamodendron*.

Ces considérations s'appliquent d'une manière très générale à l'hémisphère septentrional, mais non à la région australe et indienne qui, après le Culm, a dû avoir un climat particulier, beaucoup plus sec. Les Lépidodendrées et les Sigillaires y font défaut et la place principale est occupée par une Fougère, *Glossopteris*, qui persiste jusque dans le Trias.

La flore *Permienne* se relie très intimement à celle du Houiller supérieur. Elle montre la décroissance des Lycopodinées, tandis que les Gymnospermes deviennent plus importantes. Les Fougères, les Équisétinées gardent leur importance relative, et de nouvelles formes sont associées aux anciennes. Tels sont *Callipteris*, *Schizopteris*, *Pecopteris pinnatifida*, etc.; parmi les Gymnospermes, *Walchia* qui avait fait son apparition dans le Houiller, devient très abondant ainsi que *Ulmannia*, *Gingkophyllum*, *Gingko*, *Sphenozamites*.

Le Permien inférieur (grès rouge) est caractérisé par l'abondance des *Calamites gigas*, de *Callipteris conferta*, etc., et la persistance de nombreuses formes carbonifères. Ces dernières déclinent dans le Permien supérieur (Zechstein) caractérisé par *Ulmannia* et *Baiera*.

Le système *Triasique* est bien moins différencié des époques précédentes au point de vue de la flore qu'au point de vue de la faune marine. L'évolution indiquée dans le Permien continue graduellement. Elle montre d'abord l'extinction totale d'une grande partie de la faune carbonifère (Lycopodinées, Calamodendrées, *Calamites*) et la prépondérance des Fougères (*Anomopteris*, *Nevropteris*, *Tæniopteris*), du genre *Equisetum* et des Gymnospermes (*Voltzia*, *Albertia*, *Pterophyllum*).

La flore *liasique* est plus riche que la flore triasique dont elle est la continuation. Elle montre, pour les Fougères, l'accroissement des Leptosporangiées (Osmondées, Schizéacées); les

Eusporangiées continuent cependant avec *Dictyophyllum*, *Tæniopteris*, etc. Les Cycadées, avec *Podozamites*, *Pterophyllum*, *Nilssonia*, et les Conifères (*Baiera*, *Araucarites*) jouent aussi un grand rôle à cette époque.

La flore varie peu dans l'étendue du *Jurassique moyen*, et se relie intimement à celle du Lias : il y a même des espèces communes (*Podozamites lanceolatus*).

La même remarque s'applique au *Jurassique supérieur*, où dominent les Cycadées (*Zamites*). Un fait important est l'apparition des Monocotylédones (*Rhizocaulon* Sap.) dans le Kimméridgien du Portugal.

Le *Crétacé inférieur* présente un caractère de transition des plus marqués. D'une part, la persistance des formes jurassiques telles que *Sphenopteris*, les *Zamiées*, *Salisburia*, etc., rencontrées à l'exclusion des autres dans les gisements anciennement explorés, a fait considérer longtemps cette époque comme appartenant à la même série que toutes les périodes antérieures, c'est-à-dire à la phase *paléophytique*. Mais d'autre part, la découverte d'une foule d'Angiospermes dans les couches du Potomac en Amérique, et dans celles du Portugal, que l'on considère comme appartenant au Néocomien, en prenant cette dénomination au sens le plus large, montre que déjà la flore composée de types élevés du règne végétal, qui va prendre ultérieurement la prépondérance, était richement représentée. Les gisements en question présentent en effet une association curieuse de formes anciennes, comme *Lonchopteris Mantelli*, *Sphenopteris Mantelli*, *Pterophyllum*, *Zamites*, etc. (seules représentées dans le Wealdien de l'Europe occidentale) avec des Monocotylédones et des Dicotylédones des types les plus variés (Myricées, Salicinées, Laurinées, Magnoliacées) et avec les Conifères qui se sont maintenues depuis dans nos climats, comme *Pinus*, *Cedrus*, *Abietites*.

Le *Cénomanien* montre l'épanouissement de la flore d'Angiospermes qui vont définitivement supplanter dans nos régions les Cryptogames vasculaires. En ce qui concerne les Gymnospermes, les Conifères vont prendre la place qu'occupaient précédemment les Cycadées. Ces dernières, avec les Fougères arborescentes, vont reculer progressivement vers le sud, mais ne quitteront cependant l'Europe centrale que bien plus tard, à la fin du Tertiaire. Pour ces motifs, le Cénomanien est considéré comme le début de l'ère *néophytique* a laquelle appartient encore l'époque actuelle.

Les formes les plus abondantes sont, en fait de Monocotylédones, les Palmiers, les Pandanées, les Bambous; en fait de Dicoty-

lédones, les Peupliers, les Hêtres, les Magnolias, les Platanes, les Saules, les Tulipiers, les Aralias, les Figuiers, etc., dénotant un climat chaud et égal.

Les gisements du Crétacé supérieur les plus riches en Angiospermes sont ceux du Groenland (couches inférieures d'Atané) et ceux de Bohême qui appartiennent au Cénomanien, les couches du Beausset et de Fuveau en Provence (Sénonien) etc.

Dans la série *Éocène*, M. de Saporta distingue deux phases. La première (Éocène inférieur), bien représentée par exemple à Sézanne, comprend encore beaucoup de formes crétacées; elle correspond à la flore tempérée méridionale de l'époque actuelle; on y trouve des Chênes, des Lauriers, des Sassafras, la Vigne, des Fougères, etc.

La flore de l'Éocène moyen et supérieur montre une recrudescence de chaleur et les Palmiers, les Dracæna, les Protéacées y dominent. Elle se relie intimement à celle de l'Oligocène, et il est prouvé actuellement que les couches d'Aix, si riches en végétaux (plus de 500 espèces) et dont la position stratigraphique a été si discutée, correspondent à la fois à la fin de l'Éocène et au commencement de l'Oligocène. Cette flore d'Aix caractérise un climat très chaud et très sec, où les saisons sont nettement marquées. On y trouve associés des Conifères (*Widdringtonia*, *Juniperus*), des Palmiers nombreux, des Nymphæa et d'autres plantes aquatiques, avec des Chênes, des Lauriers, des Pistachiers, etc. Les autres gisements de l'Oligocène (Saint-Zacharie, Céreste, Armissan) sont postérieurs aux précédents.

Dans son ensemble, la flore *Oligocène* est remarquable par l'association des arbres à feuilles caduques descendus des régions froides et des hauteurs (Chênes, Acacias, Érables) avec les formes tropicales, comme les Palmiers, les Camphriers, etc. Dans les couches d'Armissan (Aquitanien), M. de Saporta a retrouvé, pour la première fois, les espèces qui se sont maintenues pour la première fois dans la région.

Le *Miocène* est encore plus riche en végétaux que les périodes précédentes. Les couches de Gergovie et des environs de Privas et surtout celles d'Œningen, qui datent toutes du Tortonien, ont fourni de nombreuses espèces appartenant surtout aux Dicotylédones. Les arbres à feuilles caduques sont de plus en plus abondants, ce qui indique l'existence d'une saison humide relativement froide : d'ailleurs à Œningen, on observe avec précision le retour périodique des saisons (Heer). Les Palmiers deviennent plus rares.

Dans le *Pliocène*, les Palmiers disparaissent presque com-

plètement du sol français, et un seul (*Chamærops humilis*) se maintient dans la région méditerranéenne jusqu'à la fin du Pliocène. Les Bambous se rencontrent encore à Meximieux et dans les Cinérites du Cantal. Ces mêmes couches présentent aussi, parmi les Dicotylédones et les Gymnospermes, des espèces analogues à celles qui vivent actuellement dans le Portugal, au Japon et en Amérique; mais d'autre part le Forest-bed d'Angleterre renferme des espèces qui se sont maintenues de nos jours, comme *Abies pectinata*, *Pinus sylvestris*, *Nymphæa alba*, etc.

Le refroidissement déjà sensible dans le Pliocène, surtout en Angleterre, s'accentue dans le *Quaternaire* et atteint son maximum dans la période glaciaire. Avant et après cette période la flore de l'Europe occidentale est sensiblement la même que de nos jours; pendant cette période, ces végétaux, obligés de reculer vers le sud, cèdent la place aux formes boréales (*Betula nana*, *Salix herbacea*) qui reculent à leur tour quand la température a recommencé à s'élever.

Phylogénie des Végétaux.

On est surpris en parcourant la bibliographie botanique et paléophytologique française et étrangère, de la rareté des travaux relatifs à la phylogénie des Végétaux. La plupart des botanistes considèrent en effet comme prématurées les conclusions relatives à l'enchaînement des plantes; aussi sommes-nous obligé de rester très incomplet sur ce sujet difficile. Toutefois nous tenons à signaler comme présentant un très grand intérêt, les recherches de M. de Saporta sur l'origine paléontologique immédiate de beaucoup d'espèces actuelles, en particulier des plantes cultivées et forestières. Mais les résultats ne peuvent être résumés en quelques lignes et nous renvoyons aux ouvrages originaux de l'auteur (1).

En ce qui concerne l'enchaînement des grands groupes entre eux, nous sommes forcés d'insister seulement sur les processus par lesquels a pu se produire l'évolution des divers organes des plantes. Cet examen, si rapide et si lacunaire qu'il soit, aura toutefois cet intérêt de nous faire retrouver les grandes règles d'évolution que nous avons rencontrées à chaque pas dans l'étude de la Paléontologie animale.

Nous laissons de côté toutes les théories qui concernent les

(1) De Saporta, *Le monde des Plantes*. — *Origine paléontologique des arbres*. etc.

Algues, comme trop problématiques, et nous passons immédiatement à l'enchaînement des Archégoniées (1).

Si l'on compare l'ensemble de l'embranchement des Cryptogames vasculaires à celui des Muscinées, la différence paraît profonde au premier abord. En suivant en effet le développement ontogénique dans les deux groupes on voit que l'appareil végétatif atteint son plus grand développement à des phases qui ne se correspondent pas. Tandis que l'œuf en germant produit chez les Mousses seulement un sporogone qui ne quitte pas la plante-mère et dont toute l'activité se borne à la production des spores, l'œuf des Cryptogames vasculaires donne naissance à l'appareil végétatif proprement dit (tige, racine et feuilles). Inversement c'est la spore qui chez les Mousses produit le protonéma et par suite la tige feuillée, tandis que chez les Cryptogames vasculaires, elle ne donne naissance qu'à un *prothalle* très peu développé, dépourvu de vaisseaux et apte seulement à produire rapidement les éléments sexuels ; par suite il semble impossible d'admettre que les Cryptogames vasculaires aient pu prendre naissance aux dépens des Muscinées.

Les différences s'atténuent cependant quand on considère les plus inférieures des Hépatiques et des Fougères. Les Ricciées et les Anthocérotées en effet ont un appareil végétatif réduit à un thalle très simple qui ne diffère guère d'un prothalle de Fougère. De même chez quelques Hyménophyllées l'appareil végétatif est encore peu développé, et les feuilles, réduites à une seule assise de cellules (sauf autour des nervures), sont elles-mêmes assez comparables à un thalle, où se seraient cependant développées des formations libéro-ligneuses. Le prothalle lui-même de ces plantes est filamenteux et ressemble beaucoup à un protonéma de Mousse. Par suite il est facile d'imaginer qu'un thalle simple, très voisin de celui des Hépatiques inférieures, ait pu évoluer dans deux directions distinctes. D'une part, si ce thalle peut se développer et se compliquer avant de donner naissance aux éléments sexuels, il prendra la prépondérance dans la succession ontogénique, et le sporogone au contraire se développera hâtivement. D'autre part, ce thalle peut donner très rapidement naissance aux éléments sexués. Le sporogone au contraire se compliquera progressivement et produira les spores à un stade de plus en plus tardif. Nous ne prétendons pas cependant que les Ricciees et les Anthocérotées soient les ancêtres *directs* des Hyménophyllées, car la présence d'élatères chez ces plantes les éloi-

(1) Göbel. Archegoniaten Studien. *Ann. Jardin botanique de Buitenzorg.*

gne nettement des Fougères, tandis que d'autre part, si on examine seulement l'appareil végétatif, c'est seulement chez les Mousses élevées, comme les Polytrics, que l'on commence à trouver une différenciation des tissus qui montre la première indication d'un appareil conducteur. Néanmoins la comparaison des Hépatiques et des Fougères inférieures diminue, au point de vue de l'ontogénie, la distance qui sépare l'ensemble des deux embranchements.

La phylogénie est fort difficile à établir dans l'embranchement des Cryptogames vasculaires. Les 3 sous-embranchements des Fougères, des Equisétacées et des Lycopodiacées sont distincts dès l'origine ; toutefois le genre très ancien *Psilophyton* semble avoir des caractères communs aux Lycopodiacées et aux Fougères, mais il est encore assez mal connu.

Phylogénie des Fougères. — Pour ce qui concerne la classe si homogène des Fougères, un essai phylogénétique intéressant a été tenté par Bower (1) qui s'est appuyé surtout sur le développement des organes. Cet auteur admet que la complication du méristème indique nécessairement un perfectionnement. Quant à la simplicité de structure de la feuille, elle est à un certain degré caractéristique d'un stade primitif, mais elle peut tenir aussi à l'adaptation d'une plante à l'ombre et à l'humidité. D'ailleurs ces deux faits sont corrélatifs, car si les Fougères descendent bien de plantes aquatiques, les premiers stades de l'adaptation à la vie aérienne ont dû se produire dans un milieu ombragé et humide. Si on examine d'abord la nature du prothalle, on voit que chez les Hyménophyllées, il est filamenteux et semblable à un protonéma. Chez les Polypodiacées, les Cyathéacées et les Schizéacées, ce protonéma produit une sorte de coussinet massif qui est le véritable prothalle sexué. Le protonéma disparaît chez les Osmondées, les Marattiacées et les Ophioglossées, chez ces dernières le prothalle est un massif tuberculeux souterrain.

Les anthéridies et les archégones sont pédicellées chez les Hyménophyllées, sessiles chez les autres Fougères leptosporangiées et enfoncées dans les tissus chez les Marattiacées et les Ophioglossées ; ce fait est évidemment en relation avec l'adaptation graduelle à un milieu de plus en plus sec. La même série s'observe pour les sporanges, et par là les *Leptosporangiées* paraissent moins primitives que les Eusporangiées. Enfin, si l'on examine le fonctionnement du méristème, on voit qu'il va en se compliquant à

(1) Bower. The comparative examination of the meristem of Ferns as a phylogenetic study. *Ann. of Botany*. III, 1889. — Analyse par Poirault. *Journ. de Botanique*, IV, 1890.

peu près suivant une même série. La série évolutive, en résumé, est la suivante : 1° Hyménophyllées, 2° Polypodiacées, 3° Schizéacées, Osmondées, Cyathéacées, 4° Eusporangiées. Nous avons vu que les données paléontologiques tendent à confirmer cette manière de voir.

Passage des Cryptogames vasculaires aux Gymnospermes. — Nous ne connaissons pas de travail analogue sur l'origine évolutive des Rhizocarpées, des Equisétacées et des Lycopodiacées. En revanche l'examen de ces groupes met en évidence des phénomènes intéressants et d'ordre général sur lesquels nous avons à insister.

Les modifications que l'on constate en passant progressivement des Cryptogames vasculaires inférieures aux Angiospermes portent sur : 1° le perfectionnement de l'appareil végétatif, 2° le perfectionnement et l'adaptation plus complete de l'appareil reproducteur à la vie aérienne ; cette adaptation est réalisée par l'abréviation dans le développement, caractérisée par la réduction de la phase sexuée (prothalle) et la protection plus complète des éléments reproducteurs.

La notion importante que nous allons développer consiste en ce que ces modifications se manifestent d'une manière à la fois graduelle et indépendante, dans des types très distincts et sans corrélation forcée, de sorte que, *surtout si l'on tient compte des formes éteintes*, l'on ne peut pas faire appel simultanément à plusieurs caractères pour établir une ligne de démarcation naturelle entre les Cryptogames et les Phanérogames.

I. **Evolution de l'appareil végétatif.** — 1° *Différenciation progressive des éléments.* — Les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes en général ont un bois formé exclusivement de vaisseaux incomplets ou *trachéides* rayées, séparées par des cloisons obliques. Chez les Angiospermes au contraire le bois primaire présente des vaisseaux parfaits, à lumière continue. Ce caractère est loin d'être absolu ; il existe deux Fougères, *Pteris aquilina* et *Athyrium filix femina*, qui présentent des vaisseaux ouverts, la première dans la tige, la seconde dans la racine. De plus dans le bois secondaire des Gnétacées les cloisons transversales des vaisseaux ont de larges perforations. Les Sphénophyllées, nettement cryptogames par leur appareil reproducteur, ont des vaisseaux parfaits. Enfin beaucoup de Monocotylédones et de Dicotylédones, surtout dans les genres aquatiques, ont aussi des vaisseaux fermés. Enfin beaucoup de Gymnospermes ont également des fibres.

En ce qui concerne le liber, les caractères sont plus généraux :

les tubes criblés sont perforés chez les Gymnospermes et les Angiospermes et les pores restent toujours fermés et seulement amincis chez les Cryptogames vasculaires.

2° *Formations secondaires.* — Les Cryptogames vasculaires actuelles sont dépourvues de formations secondaires, sauf les Isoétées où une assise génératrice péricyclique produit vers l'extérieur une forte couche de parenchyme où s'emmagasinent des réserves. On sait d'autre part que si les Gymnospermes et les Dicotylédones ont des formations secondaires, les Monocotylédones en sont dépourvues, sauf les Yucca et les Dracæna ; il en est de même de quelques Dicotylédones (Nymphéacées, *Trapa*, *Ranunculus*, etc.) Ce caractère n'a donc rien d'essentiel, et il ne saurait suffire pour déterminer la nature phanérogamique ou cryptogamique des formes fossiles de position systématique douteuse. Il se manifeste par exemple chez les Sigillariées, qui à tous les autres égards sont très voisins des Lépidodendrées, chez les Calamodendrées dont l'aspect est celui des Equisétacées, et chez les Poroxylées qui semblent au contraire plus voisines des Cordaïtes, nettement Gymnospermes. L'apparition des formations secondaires est donc un perfectionnement qui a dû se produire chez divers types de végétaux déjà très distincts, à des stades d'élévation organique très différents.

Accroissement de la tige et de la racine. — La tige et la racine des Cryptogames vasculaires se développent par le fonctionnement d'une seule cellule initiale, tandis que chez les Phanérogames il existe un ou plusieurs groupes d'initiales. Les Lycopodiacées et les Isoétées font cependant exception : leur racine se développe comme celle des Phanérogames, tandis que l'accroissement de la tige montre un stade intermédiaire; il existe ordinairement au sommet de la tige plusieurs initiales, mais leur fonctionnement rappelle celui de la cellule unique des Cryptogames vasculaires plutôt que celui du groupe d'initiales des Phanérogames.

II. **Appareil reproducteur**. — On sait que le mode de développement des Phanérogames se déduit de celui des Cryptogames vasculaires par la continuation des processus déjà indiqués chez ces dernières, et que nous rappelons dans ses grands traits.

Les appareils mâles et femelles (archégones et anthéridies), sont portés par le même prothalle chez les Fougères. Cependant chez les Osmondées souvent les prothalles sont exclusivement mâles ou femelles.

Chez les Équisétinées, les prothalles mâles et femelles sont distincts, mais les spores qui les produisent sont semblables

(Équisétacées isosporées). Les Annulariées au contraire montrent que la sexualité du prothalle est déjà indiquée par les dimensions des spores; les microspores, qui en germant donnent les prothalles mâles, sont beaucoup plus volumineuses que les microspores qui produisent les prothalles femelles.

Les Lycopodiacées forment une série tout à fait indépendante, dont les derniers termes montrent un progrès plus considérable; mais au bas de l'échelle, le genre *Lycopodium* est en retard sur les Équisétacées, puisque les archégones et les anthéridies sont portées par le même prothalle (Lycopodinées isosporées). Les Sélaginelles ont au contraire des prothalles à sexes séparés, fournis par des microspores et des macrospores (Hétérosporées). A partir de là, nous devons examiner séparément le développement des deux sortes d'organes.

Réduction du prothalle mâle. — A partir du type des Sélaginelles, le prothalle mâle, déjà très réduit, reste inclus dans l'enveloppe de la microspore. C'est ce qui a lieu également dans le groupe éteint des Lépidodendrées.

On sait que le *grain de pollen* des Phanérogames correspond exactement à la *microspore* des Cryptogames vasculaires et que le nom de pollen s'applique quand la production des anthérozoïdes est supprimée; le protoplasme de l'anthéridie vient alors, sous le nom de *tube pollinique*, féconder directement l'oosphère.

Les formes fossiles viennent diminuer la distance que l'on constate dans la nature actuelle entre les Cryptogames les plus élevées et les Gymnospermes inférieures. Les grains de pollen des Cordaïtes sont volumineux et se divisent en une dizaine de cellules. Ce nombre est plus grand encore chez les Calamodendrées et pour un certain nombre de types du Carbonifère dont la position systématique n'est pas certaine; ainsi les grains de pollen de *Pachytesta* atteignent un demi-millimètre; ceux d'*Ætheotesta* sont encore huit fois plus longs que ceux des Zamiés.

Les grains de pollen pénètrent dans la chambre pollinique de l'ovule par un étroit canal micropylaire, et quand ils y sont arrivés, ils deviennent plus volumineux que l'ouverture par où ils sont entrés. Le cloisonnement cellulaire y a donné naissance à un véritable prothalle mâle, à cellules égales, bien plus développé même que celui qui existe chez les Isoétées. Quand on arrive aux Cycadées et aux Conifères, on voit que ce prothalle est réduit à trois cellules, dont deux cellules stériles, limitées par une cloison, et une grande cellule qui fournit le tube pollinique. Ces données laissent d'ailleurs entière la question de

savoir si le noyau secondaire stérile, qui chez les Gymnospermes et les Angiospermes résulte de la division du noyau primaire de la cellule fertile, représente aussi un rudiment de prothalle, ou bien, comme l'a indiqué récemment M. Guignard, une production comparable aux globules polaires des animaux.

A quel degré de cette série vient se réaliser, chez les formes fossiles, la suppression des anthérozoïdes qui est le fait capital pour la délimitation des deux embranchements? Cette question délicate n'est pas résolue, mais ne paraît pas cependant insoluble.

Suivant M. Renault, il n'est pas impossible que les éléments considérés en général comme grains de pollen chez les Calamodendrées (*Gnetopsis*) et les Cordaïtes, n'aient été de véritables microspores et n'aient donné naissance, dans la chambre pollinique bien protégée de l'ovule, à des anthérozoïdes. Les faits qui permettent de soutenir cette hypothèse sont d'abord l'analogie de forme du prothalle mâle de ces formes avec celui de diverses Cryptogames vasculaires; les cellules sont toutes semblables et assez nombreuses. De plus, parfois on trouve sur les parois des cellules des perforations arrondies. Il n'est même pas nécessaire de faire appel à ces conclusions peut-être prématurées pour montrer que ces plantes, nettement Gymnospermes par tous leurs autres caractères, et notamment par ceux de leur appareil femelle, sont cependant restées à un stade de réduction qui a été dépassé par certaines Cryptogames vasculaires. On sait en effet que chez les Isoétées et les Rhizocarpées, le prothalle mâle se réduit pour sa partie stérile à une seule cellule, et pour sa partie reproductive à quatre ou huit cellules mères d'anthérozoïdes.

Réduction du prothalle femelle. — Pour suivre l'évolution de l'organe femelle, il faut encore partir des Lycopodiacées hétérosporées. On sait que chez ces plantes les macrospores, dont la germination doit produire le prothalle femelle, sont de grande taille, et réunies par groupe de deux à huit seulement dans chaque sporange. Or, chez les Sélaginelles, le prothalle, tout en restant entouré par l'enveloppe rompue de la macrospore, est encore volumineux. Sa portion externe, différenciée, est creusée de plusieurs archégones. Mais après la fécondation un seul embryon se développe. Les Lépidodendrées semblent arrivées aussi à ce stade. Les macrospores sont encore plus volumineuses et visibles même à l'œil nu. Le prothalle, bien développé, renferme un seul archégone. C'est ce qui arrive aussi chez les Isoétées, où les macrospores sont plus réduits.

Nous arrivons ainsi aux Gymnospermes où la modification essentielle consiste en ce que la macrospore germe sans quitter la plante mère.

Le macrosporange prend alors le nom d'*ovule*, si l'on y comprend le tégument. Le tissu compris à l'intérieur du tégument est formé d'un tissu qu'on peut homologuer à l'ensemble des cellules mères des macrospores. Mais chez les Gymnospermes, *une seule* de ces cellules mères se différencie et devient une macrospore unique, qu'on appelle *sac embryonnaire* (1). La germination rapide de cette macrospore, à l'intérieur du nucelle, produit un prothalle volumineux (*endosperme*), au sommet sont deux ou plusieurs archégones rudimentaires, réduites aux cellules du canal et à l'oosphère (*corpuscules*). La différence capitale entre les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames consiste donc d'abord dans la réduction à *une seule* du nombre des macrospores.

De plus les téguments du macrosporange ne quittent pas la macrospore, et au moment de la dissémination, la fécondation une fois opérée, c'est le macrosporange lui-même qui, sous le nom de *graine*, est mis en liberté, et non plus seulement la macrospore.

Un certain nombre de graines de types éteints montrent une disposition dont on retrouve des vestiges dans des formes vivantes. Quelques-unes de ces graines sont attribuées par M. Renault aux Calamodendrées (*Gnetopsis*). L'attribution de beaucoup d'autres est inconnue (*Stephanospermum*, *Ætheotesta*). Dans ces formes, le tissu du nucelle est creusé, en face du micropyle tégumentaire, d'une cavité appelée *chambre pollinique* qui s'ouvre par un canal qu'on peut appeler *micropyle nucellaire;* c'est là que les microspores sont logées pour attendre la maturité de l'oosphère. L'endosperme présente, au centre de la chambre pollinique, une saillie, le *mamelon d'imprégnation*, qui devait être traversée par le tube pollinique au moment de la fécondation. La chambre pollinique existe, déjà plus réduite chez les Cordaïtes, et elle a été retrouvée chez les Cycadées vivantes et fossiles.

Les Cycadées et le Gincko actuels présentent aussi le mamelon d'imprégnation, et parmi les Gnétacés, le genre *Ephedra* a encore une cavité conique creusée dans le nucelle. Mais chez les Conifères la chambre pollinique n'existe plus, et le nucelle est accolé au tégument, les corpuscules sont de plus en plus rap-

(1) Chez les Taxinées, plusieurs cellules mères se développent, mais une seule arrive à former un sac embryonnaire définitif.

prochés à mesure qu'on s'adresse aux types plus élevés, et le mamelon d'imprégnation disparaît.

Parallélisme et indépendance de l'évolution des organes. — On voit que rien n'est plus facile que de suivre pas à pas pour chacun des organes, les processus d'évolution qui permettent de passer des Cryptogames vasculaires inférieures aux Gymnospermes élevées, surtout si l'on tient compte des formes éteintes. De cet examen résulte ce premier fait important, c'est que d'une manière générale, *un seul procédé* a été mis en œuvre pour chaque organe, sauf peut-être pour ce qui concerne les organes de protection de l'ovule, que nous n'avons pas à examiner ici. Mais une seconde conclusion s'impose, c'est que, malgré cela, il est impossible d'associer deux caractères différentiels tirés d'organes différents pour les faire concourir ensemble à une délimitation naturelle des deux embranchements. Si par exemple on fait appel à la présence de formations secondaires, on est amené à couper en deux la famille des Lépidodendrées, à mettre les Sigillariées et les Isoétées dans les Phanérogames malgré la structure de leur appareil reproducteur. De même on voit que la réduction du prothalle mâle ne marche pas *pari passu* avec l'apparition d'une graine, puisque les Cordaïtes et les Calamodendrées sont en retard, à ce point de vue, sur les Sélaginelles et les Isoétées, encore pourvues d'anthérozoïdes et dépourvues de graines.

En somme la différenciation des tissus, le mode d'accroissement de l'appareil végétatif en longueur ou en épaisseur, l'accélération dans l'apparition des éléments reproducteurs, la diminution de leur nombre, la réduction du prothalle où ils se développent et leur protection mieux assurée, tous ces phénomènes s'accomplissent d'une manière indépendante, dans plusieurs séries parallèles et complètement indépendantes.

Combien faut-il compter de ces séries et quelles sont celles qui ont donné naissance aux Gymnospermes? Cela est plus difficile à préciser. Il paraît évident que 3 séries au moins se sont séparées de bonne heure chez les Cryptogames vasculaires, celles des Filicinées, des Équisétinées et des Lycopodiacées.

La série des *Filicinées* ne semble pas avoir atteint le stade phanérogamique, et les Rhizocarpées semblent en être le terme le plus élevé, au moins au point de vue de l'appareil reproducteur. Toutefois une tendance paraît se manifester actuellement chez plusieurs paléobotanistes pour y rattacher les Sphénophyllées que leur port général avait fait adjoindre plutôt aux Équisétinées, et peut-être aussi les *Dolérophyllées* du Permien de

l'Oural, plantes ambiguës, encore mal connues, ballottées des Filicinées aux Cycadées (1).

A la série des *Équisétinées* nous paraissent se rattacher les Calamodendrées, qui représentent un stade phanérogamique, déjà avancé en ce qui concerne l'appareil femelle. La soudure des bractées fertiles ou carpelles en un ovaire cependant encore dépourvu de style et de stigmate, mais ouvert par un tube micropylaire, est un caractère de différenciation avancée, qui annonce déjà les Angiospermes, et qu'on ne retrouve, parmi les Gymnospermes actuelles, que chez les Gnétacées. Il est légitime, en présence de la grande analogie de la graine des Calamodendrées avec celle des Gnétacées, et à cause aussi de quelques autres particularités, de voir dans les premières les ancêtres des secondes. Le processus d'évolution d'un groupe à l'autre consisterait dans la réduction à un seul du nombre des ovules contenus dans cette sorte de pistil, dans la diminution de la chambre pollinique, et dans la réduction du prothalle mâle. Le genre *Gnetum*, qui serait le dernier terme de cette série, se différencie par l'adjonction d'un second tégument à l'ovule.

La série des *Lycopodinées* montre nettement les premiers stades de la série évolutive : différenciation des spores, réduction des prothalles, apparition des formations secondaires, complication du méristème terminal.

Cette série a-t-elle abouti au stade phanérogamique défini par la suppression des anthérozoïdes et la constitution de graines? Les observations de MM. Zeiller et Grand'Eury font penser que ce stade n'était pas encore atteint par les Sigillaires. Mais d'autre part doit-on rattacher à cette série les Cordaïtes, les Cycadées, les Conifères, c'est-à-dire la presque totalité des Gymnospermes? Si l'on s'en tient à la structure interne de l'appareil végétatif, les Poroxylées conduisent des Lycopodiacées aux Cordaïtes. Mais d'autre part, d'après M. de Saporta, d'après les caractères des feuilles, il y aurait une grande analogie entre les premières Salisburiées (*Dicranophyllum*, *Trichopitys*) et les Calamodendrées. Toutefois la structure des organes reproducteurs ne rattache nullement les Salisburiées aux Calamodendrées.

Origine des Gymnospermes. — M. de Saporta admet qu'il existe des rapports étroits outre les Salisburiées d'une part et les Cycadées et les Cordaïtes de l'autre; les Salisburiées ont gardé un certain nombre de caractères primitifs qui se retrou-

(1) Voir Marion et de Saporta, *Évolution du règne végétal*, II. *Phanérogames*, ch. II.

vent aussi dans ces deux classes et qui d'après lui dénotent une parenté assez rapprochée. D'autre part les Conifères autres que les Salisburiées, les *Aciculariées*, dériveraient d'un type peu éloigné des Salisburiées primitives. Les Taxinées seraient un rameau spécial encore peu différencié, d'où se seraient détachées les Abiétinées. Les Cupressinées, Taxodinées et Araucariées constitueraient une autre branche.

Origine des Angiospermes. — Le même auteur, dont nous suivons ici en grande partie les idées, admet pour l'ensemble des Angiospermes une origine monophylétique.

Les caractères communs aux Monocotylédones et aux Dicotylédones sont en effet trop nombreux pour qu'on puisse les attribuer à un phénomène de convergence. Ils sont tirés principalement de l'existence d'enveloppes florales, du mode de protection de l'ovule par un ovaire clos, de la réduction extrême et identique du prothalle mâle et du prothalle femelle. La structure identique du grain de pollen et du sac embryonnaire en effet ne s'accorde guère avec l'hypothèse d'une origine distincte (1).

En ce qui concerne la descendance possible des Angiospermes aux dépens des Gymnospermes, bien que le processus embryogénique des premières soit dans son ensemble la continuation de celui qui est réalisé chez les Gymnospermes, il présente souvent des adaptations particulières qui s'expliquent par un maintien de caractères ancestraux qui ont disparu chez toutes les Gymnospermes actuelles. Tandis que chez ces dernières, il ne se différencie jamais qu'une seule cellule mère de macrospores donnant naissance à une seule macrospore, on voit au contraire apparaître sporadiquement chez quelques Angiospermes (Rosacées) plusieurs cellules mères, qui se cloisonnent parfois en files de 2 à 4 cellules équivalant à des macrospores. De ces dernières, une seule prend la prépondérance dans chaque file et le rang de cette cellule n'est pas constant. Il existe ainsi une sorte d'antagonisme entre les macrospores dont une seule en définitive arrivera à former un sac embryonnaire complet. Ce fait semble indiquer que l'origine des Angiospermes doit être cherchée dans des formes parvenues à un stade encore inférieur à celui qui a persisté chez les Gymnospermes actuelles. Les relations qui existent entre les deux embranchements indiquent une parenté, non pas en ligne directe de descendance, mais en ligne collatérale, les Gymnospermes, surtout les plus inférieures d'entre elles, restant toutefois assez voisines de ce

(1) On sait d'ailleurs que les Nymphéacées ont à beaucoup d'égards des caractères intermédiaires entre les deux classes.

stade originel indifférencié. Peut-être les Gnétacées sont-elles des rameaux isolés détachés de cette série ascendante.

En étudiant la succession des appendices foliaires dans le cours du développement d'un assez grand nombre d'Angiospermes, MM. Marion et de Saporta sont arrivés à se faire une idée de ce que pouvait être l'appendice foliaire primitif et à restaurer par la pensée le type « proangiosperme ». Or quelques plantes éteintes, incomplètement connues à la vérité, semblent arrêtées à ce stade : ce sont les genres *Dichoneuron* Sap. du Permien de Russie, *Æthophyllum* Schimp., les *Yuccites* dont les organes de fructification sont les *Williamsonia* et les *Goniolina*, etc. Nous renvoyons aux auteurs précités pour l'exposé plus complet des motifs sur lesquels sont appuyées ces considérations, présentées d'ailleurs par les auteurs avec une grande réserve qu'il est indispensable de signaler.

Il va sans dire que tout ce qui précède n'est présenté ici qu'avec une réserve semblable. Les efforts des botanistes ne se portent guère actuellement dans cette direction. Nous sera-t-il permis en terminant d'ajouter que nous avons eu pour but dans le présent chapitre de montrer que ces questions théoriques ne sont pas moins dignes d'intérêt que celles qui préoccupent à juste titre les zoologistes? Les documents nombreux et précis fournis actuellement par l'examen des formes vivantes et ceux que peut fournir une étude inspirée par les grands principes acquis ou discutés de l'Évolution, nous paraissent suffisants pour qu'on soit en droit de tenter d'établir avec de grandes chances de succès l'enchaînement des formes végétales.

NOTES ADDITIONNELLES

I. — **Faune primordiale** (page 49).

Le grand ouvrage de Walcott sur la faune du Cambrien inférieur d'Amérique (1), quoique portant la date de 1889, n'est parvenu aux bibliothèques que trois ans plus tard. De là résulte que les indications données au début de ces *Eléments* sur cette faune sont forcément incomplètes. Les couches à *Olenellus* d'Attleborough contiennent des Spongiaires, des Graptolites, peut-être des Méduses (?), des Cystidés, de très nombreux Brachiopodes (*Lingulella*, *Kutorgina*, *Obolella*, *Linnarsonnia*, *Orthis*, etc., 10 genres, 29 espèces). Les Trilobites, Gastéropodes, Lamellibranches, ont été cités dans les chapitres qui en traitent respectivement. Les couches du *Cambrien inférieur* existent probablement aussi en Angleterre, en Russie et en Suède.

Enfin ajoutons que de nouvelles observations faites dans la région du Salt-Range de l'Inde tendent à faire prouver qu'au-dessous des couches à *Olenellus* existeraient encore d'autres assises fossilifères, caractérisées par des Brachiopodes (*Neobolus*, *Lakhmina*). Ces couches avaient été décrites par Waagen comme carbonifères, et c'est cette attribution que nous avions indiquée pour les deux Brachiopodes en question.

II. — **Réceptaculitidés** (page 115).

Les observations récentes de Rauff (2) complètent celles de Hinde sans modifier ceux des détails d'organisation que nous avons résumés. Toutefois les Réceptaculitidés n'auraient pas eu un squelette siliceux, mais *calcaire*, et ne devraient par suite pas être placées dans les Hexactinellidés. Leurs affinités sont par suite inconnues.

III. — **Développement des Brachiopodes** (page 414).

Le développement de *Terebratella dorsata* et de *Magellania venosa*, formes australes, se fait, d'après D.-P. Œhlert (3), par un procédé très curieux qui n'avait jamais été observé. Sur la petite valve, à la taille de 3 millimètres apparaît un grand et large septum médian, qui porte un petit anneau, et en même temps, dans la région cardinale, se voient deux apophyses descendantes, tout à fait indépendantes du septum. Ces apophyses se développent, en même temps que sur le septum apparaissent, derrière l'anneau et indépendamment de lui, deux apophyses montantes rudimentaires.

Les apophyses descendantes viennent ensuite se souder au septum (stade

(1) Walcott. *U. S. Geol. Survey*, Xe report, 1889 (1892).
(2) Rauff. *Z. d. D. Geol. Ges.* XL.
(3) *Bull. Soc. hist. d'Autun*, 1893.

magasiforme), mais ce n'est qu'après que les branches montantes et descendantes se rejoignent (stade *Magasella* Dall, fig. 208, *C*, à peu près).

Pendant ce temps l'anneau s'est accru et sa base vient se souder avec les branches descendantes en formant, de chaque côté, une large plaque verticale, perpendiculaire au septum. Cette plaque se découpe au quatrième stade en deux moitiés laissant entre elles le septum, qui se résorbe peu à peu. De cette façon, les deux moitiés symétriques de l'appareil s'isolent par leur partie antérieure (opposée au bord cardinal).

Toutefois une branche d'union subsiste quelque temps entre les branches descendantes, et c'est ce qui constitue la bandelette jugale.

C'est le cinquième stade permanent chez *Terebratella* (fig. 225, A) ; chez *Magellania venosa* la régression va plus loin : les derniers restes du septum et la bandelette jugale disparaissent, et les deux branches descendantes sont complètement isolées (fig. 207, 2).

Voici textuellement les conclusions qui nous ont été communiquées gracieusement par les auteurs de ces observations, et dont la portée pour la connaissance générale de l'évolution nous semble considérable :

« Bien que les *Magas*, *Magasella* et *Terebratella* ne soient que de simples stades d'un développement plus parfait, nous croyons néanmoins que certains d'entre eux, par suite de leur stabilité en certains points ou à certaines époques, doivent quand même constituer de véritables genres et que *Magas pumilus* et *Terebratella Menardi*, par exemple, sont si nettement fixés qu'ils fournissent tous les caractères d'une coupe générique bien définie.

« Cette stabilité pourrait même être favorisée pour ce fait, que le développement hâtif des glandes génitales permet à l'espèce de se reproduire avant d'avoir atteint son complet développement, pouvant ainsi donner naissance à une série de générations qui auraient une tendance à s'arrêter définitivement au stade de leurs ascendants. »

IV. — **Hippuritinés** (pages 611 et 613).

Chez les Radiolitinés, la valve supérieure n'a pas de canaux. Les canaux fermés se rencontrent au contraire chez les Ichthyosarcolitinés. Des Radiolitinés se voient déjà dans l'Albien.

V. — **Types d'Ammonites.**

Des observations récentes ont amené à changer la détermination générique de quelques espèces d'Ammonites que nous avions prises comme exemples, d'après Zittel et Steinmann (Haug).

Page 657. — *Amm. tortisulcatus* est un *Phylloceras*. Prendre comme exemple de *Rhacophyllites*, *A. mimatensis* d'Orb. Lias moyen.

Page 664. — *Amm. Sowerbyi* n'est pas un *Hammatoceras*. Prendre comme exemple *A. insignis* Schübl. Lias.

Page 668. — Prendre comme exemple d'*Haploceras*, *A. elimatus* Oppel. Tithonique.

Page 669. — *Cadoceras* dans le jeune âge est semblable à *Cardioceras*, plus tard il devient semblable à *Stephanoceras*.

Page 675. — *Sonneratia* se rattacherait à *Desmoceras*.

VI. — **Lophiodochœrus** (p. 962 et 975).

Lophiodochœrus, dont les pattes sont inconnues et les molaires très faiblement différenciées, ne peut être déterminé avec certitude soit comme Périssodactyle, soit comme Artiodactyle.

VII. — **Sphénophyllées** (page 1097).

D'après M. Zeiller (1), il n'est pas prouvé que les Sphénophyllées soient hétérosporées.

Les fructifications, dénommées *Volkmannia* Will., ou *Bowmannites* Binney, sont formées par des verticilles de bractées, qui portent à leur base chacun plusieurs cercles de sporanges pédicellés. Ces sporanges, contenant une seule sorte de spores chez *B. Dawsoni* tout au moins, ont près du pédicelle un cercle de cellules mécanique, qui rappelle l'anneau des Filicinées. M. Zeiller est amené à penser que les Sphénophyllées, tout en formant une classe spéciale, sont plus rapprochées des Marsiliacées que de tout autre groupe du règne végétal.

(1) Zeiller, *Mém. Soc. géol. France. Paléont.* II, 1893.

ERRATA

Page 16, 4e ligne en remontant, au lieu de *Aretidés*, lire *Arietidés*.
— 24, 9e ligne, au lieu de *radius*, lire *péroné*.
— 33, 4e alinéa, 1re ligne, au lieu de *Marsupiaux*, lire *Aplacentaires*.
— 145, 3e ligne en remontant, au lieu de *Œginidés* (*Palœgina*), lire *Æginidés* (*Palægina*).
— 170, 10e ligne, supprimer *Aplosmilia*.
— 177, 1re ligne, au lieu de *Bastotrochus*, lire *Blastotrochus*.
— 222, 3e alinéa, 1re ligne, ajouter *sauf Thaumatocrinus*.
— — 2e ligne, ajouter, *sauf les Encrinidés*.
— 247, fig. 99, au lieu de *Apocrinus*, lire *Apiocrinus*.
— 270, 8e ligne, au lieu de *Pellastes*, lire *Peltastes*.
— 315, fig. 151, au lieu de *Ophiocerumis*, lire *Ophiocten*.
— 325, fig. 155, au lieu de *Edward*, lire *Edwardsii*.
— 334, 8e ligne, au lieu de *Gitrocangon*, lire *Gitocrangon*.
— 351, 4e alinéa, au lieu de *Illænus*, lire *Ilænus*.
— 477, fig. 243, lire *hemisphæricus* (*Coll. paléontologique*).
— 495, dernière ligne, au lieu de *Méronéphridiens*, lire *Pycnonéphridiens*.
— 500, 7e ligne, au lieu de *Pycnonéphridiens*, lire *Méronéphridiens*.
— 1017, 6e ligne, au lieu de *Plesiotus*, lire *Plesiocetus*.

TABLE ALPHABÉTIQUE

Les noms de familles et ordres sont en italiques. Les noms de classes et embranchements sont en petites capitales
Les chiffres italiques renvoient à la page où le groupe est cité à sa place systématique.

B

C

M

N

O

P

Q

R

T

FIN DE LA TABLE ALPHABÉTIQUE.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE. — GÉNÉRALITÉS.

DEUXIÈME PARTIE. — PALÉONTOLOGIE ANIMALE.

TROISIÈME PARTIE. — PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE.

904-91. — Corbeil, Imprimerie Éd. Crété.